Aus dem zoologischen Institut in München.

Beiträge

zur

vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbeltierlunge.

(Amphibien, Reptilien, Vögel, Säuger).

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

an der

philosophischen Fakultät, Sektion II,

der

K. Ludwigs-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt

von

Fanny Moser.

Hierzu 4 Tafeln.

Sonder-Abdruck
aus dem
Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte
Bd. 60. 1902.
Verlag von Friedrich Cohen in Bonn.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552325_0135

Aus dem zoologischen Institut in München.

Beiträge
zur
vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbeltierlunge.
(Amphibien, Reptilien, Vögel, Säuger).

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
an der
philosophischen Fakultät, Sektion II,
der
K. Ludwigs-Maximilians-Universität zu München
vorgelegt
von

Fanny Moser.

Hierzu 4 Tafeln.

Sonder-Abdruck
aus dem
Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte
Bd. 60. 1902.
Verlag von Friedrich Cohen in Bonn.

Einleitung.

Die Lungen der Säuger und Vögel sind Anfang des letzten Jahrhunderts untersucht worden von Rathke 1828 (37), und Remak 1855 (38). Ihnen folgten C. E. v. Baer (2), Boll (5), Eberth (11), Foster und Balfour (13), Kölliker (25, 24), Küttner (26), Stieda (44), Selenka (41), u. s. w. Die neuere Zeit brachte, unter anderen, Aebys (1) wichtige Untersuchungen über die vergleichende Anatomie der Säugerlunge mit kurzer Beschreibung der Vogellunge, Naraths (32) umfangreiche vergleichend anatomische und entwicklungsgeschichtliche Arbeit über die Säugetierlunge, His (21) und Minots (31) Untersuchungen an menschlichen Embryonen, D'Hardivillers (7—10) an Kaninchen, Robinsons (39) an Ratten- und Mäuse-, Naraths (33) an Echidna-Embryonen, während Roché (40), Campana (6) und Baer (3) sich mit der ausgewachsenen Vogellunge, Zumbusch (46) entwicklungsgeschichtlich und anatomisch mit Vögel- und Säugerlungen befassten.

So gut wir daher über Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Lungen dieser zwei Tierklassen unterrichtet sind, so wenig ist dies der Fall bei Reptilien und Amphibien. Ihre Lungen wurden relativ selten untersucht, die Entwicklung derselben fast gar nicht, und besitzen wir daher in dieser Beziehung noch recht lückenhafte Kenntnisse.

Die erste Arbeit über Amphibien- und Reptilienlungen ist die Meckels 1818 (28), der später eine entwicklungsgeschichtliche Arbeit Remaks (38) folgte. Die neueren Forscher, wie Stannius (43), Schulze (42), Küttner (26), in letzter Zeit Milani (29) und Miller (30), beschränkten meistens ihre Untersuchungen auf die ausgewachsenen Lungen mit Ausserachtlassung der Embryologie. Eine so einseitige, wenn

auch noch so genaue Methode konnte schwerlich zu einer richtigen Lösung vieler der gestellten Fragen führen. Nach den bei anderen Organen z. B. den Nieren gemachten Erfahrungen, ist es vor Allem die ontogenetische Entwicklung, welche die Erklärung geben kann, für die oft überraschenden und komplizierten Verhältnisse des ausgewachsenen Organs — eine Erfahrung, die bei der Lunge ganz vernachlässigt wurde, so z. B. in der sorgfältigen Arbeit Milanis. Es ist merkwürdig, dass ein so wichtiges Hilfsmittel zum Verständnis der Lunge niederer und dadurch auch höherer Wirbeltiere nicht früher herangezogen wurde, um so merkwürdiger, als trotz dieser Unkenntnis der ganze Entwicklungsgang verschiedener Lungen mit allen Einzelnheiten auf hypothetischem Wege festgestellt, und durch die so gefundenen Gesetze manche Verhältnisse bei höheren Wirbeltieren erklärt wurden, und nachgewiesen, wie letztere sich aus ersteren entwickelten.

Dieses einseitige Vorgehen gibt den Schlüssel zu zwei auffallenden Thatsachen:

1. Dass verschiedene Forscher noch immer unter sich uneinig sind über wichtige Einzelheiten der Lungen höherer Wirbeltiere — es braucht nur erinnert zu werden an die Frage, ob monopodiale oder dichotome resp. polytome Verzweigung des Bronchialbaumes stattfindet, wobei namhafte Gelehrte wie His und Küttner sich in entgegengesetzten Lagern befinden. Ferner die Frage, ob das Epithel in den Bronchen ursprünglich ein oder mehrschichtig ist; die Frage, ob und inwieweit überhaupt von einem Bronchus innerhalb der Lunge gesprochen werden kann u. s. w.
2. Dass bisher allgemein angenommen, wenn auch nicht immer deutlich ausgesprochen wurde: die Entwicklung der Lungen niederer Wirbeltiere, Amphibien und Reptilien, gehe nach einem anderen Prinzip vor sich wie die der Vögel und Säuger. Bei letzteren erzeugt, nach Köllikер (24) „das epitheliale Rohr (die Fortsetzung der Trachea in der Lunge) hohle Aussackungen oder Knospen, welche, rasch sich vermehrend, bald in jeder Lunge ein ganzes Bäumchen von hohlen Kanälen mit kolbig angeschwollenen Enden erzeugen, von welchen

aus dann, durch Bildung immer neuer und zahlreicher Knospen, endlich das ganze respiratorische Höhlensystem geliefert wird. Hierbei ist das Epithelrohr in erster Linie das Bestimmende und nicht die Faserhaut und ihre Gefässe."

Somit handelt es sich, nach Kölliker und Anderen, bei den Vögeln um einen deutlichen Knospungsprozess. Das charakteristische bei diesem ist, dass das Epithel des Bronchus durch starke, lokale Vermehrung seiner Zellen Knospen treibt, welche in das dichte Bindegewebe der Lungenwand immer mehr vordringen und dieses teils beiseite schieben, teils zusammenpressen. So ist dann schliesslich das, anfangs nur mit einem engen Epithelrohr versehene, dicke Lungensäckchen von einem ganzen System hohler Röhren durchzogen.

Bei den Amphibien und Reptilien hingegen handelt es sich, nach der herrschenden Auffassung, um den umgekehrten Prozess. Dieser Prozess ist der der Septenbildung infolge starker lokaler Wucherung des Bindegewebes der Lungenwand. Die Lunge ist ein dünner häutiger Sack mit weitem Lumen; an gewissen Stellen treibt nun das Bindegewebe, durch Wucherung, das Epithel immer weiter in das Lungenlumen hinein, welch' letzteres schliesslich, durch in dasselbe vorspringende Leisten oder Septen, in Abteilungen zerfällt. Gegenbauer (16) schreibt über diesen Prozess: „Der Bau der Lunge repräsentiert eine eigentümliche Form, die phylogenetisch durch fortgesetzte, von der Wand her erfolgte Teilung des einheitlichen Binnenraumes entstand."

Das Schema Fig. 1 (Taf. XXX) macht den Unterschied zwischen dem Prozess der Knospenbildung a und dem der Septenbildung b am besten klar. Im ersten Fall geht das Hauptwachstum von innen nach aussen in bronchifugaler, im zweiten von aussen nach innen, in bronchipetaler Richtung (in der Richtung der Pfeile). Bei a wurde der ursprüngliche Hohlraum lateralwärts ausgedehnt, bei b medialwärts eingeschränkt.

In neuerer Zeit ist zweimal der Versuch gemacht worden, die Kluft zu überbrücken, welche diese zwei Entwicklungsweisen trennt. Miller (30) sagt ganz kurz, in seiner vergleichend anatomischen Arbeit über die Wirbeltierlunge, dass bei den Amphibien und Reptilien die Septenbildung der Hauptprozess sei

und die Sprossung nur eine nebensächliche Erscheinung. Bei höheren Wirbeltieren dagegen sei das Umgekehrte der Fall und die Sprossung die Hauptsache, die Septenbildung die Nebensache. Er legt weder die Art des Vorganges irgendwie klar, noch gibt er eine Begründung dieser Behauptung.

Milani (29) hat sich, in seiner Untersuchung der Reptilienlunge, über diese Frage viel besser Rechenschaft gegeben und ist schliesslich zu dem Schlusse gelangt, dass es sich immer und überall, auch bei Vögeln und Säugern, um eine Septenbildung handelt, wofür er, aus seinen vergleichend anatomischen Untersuchungen, den Beweis zu erbringen sucht. Dabei machte ihm aber die Erklärung verschiedener Thatsachen, so z. B. die Bildung der Längswände bei den Schildkröten und Krokodiliern, die Verdickung der septalen Wände etc. grosse Schwierigkeiten. Er kommt teils zu ziemlich gewagten Schlüssen, so zum Beispiel zu dem sich, aus seiner Theorie notwendig ergebenden Schluss, dass der die Krokodilierlungen durchziehende Kanal aus zwei von einander ganz unabhängigen Teilen bestehe, einer primären Bildung, dem intrapulmonalen Bronchus, und einer von ihm unabhängigen, sekundären Bildung, dem engen, sich distal an ihn anschliessenden Rohr.

Aus seinen Darstellungen geht auch nicht klar hervor, von wo an und bis wie weit er den intrapulmonalen Bronchus rechnet, was ebenfalls begründet ist in seiner ganzen Erklärungsweise, bei der er, ohne es gerade auszusprechen, doch zwei verschiedene Prozesse annimmt, den des Einwachsens des Bronchus in die Lunge, und den des Vorwachsens der Septen, die dann unter sich einen neuen Kanal bilden, welcher merkwürdiger Weise direkt zur Verlängerung des Bronchus wird. Die Vereinigung dieser zwei Prozesse sich vorzustellen, ist schwierig, ebenso ist es schwierig, die Stelle festzusetzen, wo sich die Produkte beider treffen, was die vorerwähnte Unklarheit zur Folge hat. Einige wenige Untersuchungen an Embryonen mussten zur Klärung dieser und weiterer Fragen beitragen, doch beschränkte Milani die seinigen, wie gesagt, leider auf ausgewachsene Lungen.

Als ich auf Rat meines verehrten Lehrers, Herrn Professor Hertwig, die Untersuchung der Vogellunge vornahm, geschah es mit der Absicht nachzuweisen, dass der Prozess der Septen-

bildung, wie er bisher allgemein für Reptilien und Amphibien angenommen wurde, auch bei Vögeln noch eine mehr oder weniger grosse Rolle spielt. Vielleicht liess sich nachweisen, dass es sich bei ihnen nicht ausschliesslich um den Prozess der Knospung handelt, sondern dass entweder teilweise noch Septenbildung vorliegt, oder sogar diese allein. Die Knospung könnte dadurch vorgetäuscht sein, dass die zwei Prozesse, der der Erweiterung und Vergrösserung der ganzen Lunge mit ihrem Lumen, und der der Septenbildung, zu gleicher Zeit verlaufen und ineinander greifen; nur durch genaue Untersuchung wären diese beiden entgegengesetzten Prozesse eines bronchifugalen und eines bronchipetalen Wachstums auseinander zu halten. Die Untersuchung führte jedoch nicht zu dem erwarteten Resultat — die Vogellunge weist auf das klarste den ausschliesslichen Prozess der Knospung auf.

Nun griff ich zu den Reptilien, in der Hoffnung, dass sich bei diesen der Uebergang der Septenbildung zur Knospung nachweisen liesse. Mit diesem Schritt wuchs die Arbeit über den anfänglich geplanten Rahmen heraus — ich beschränkte mich nun nicht mehr allein auf die Frage: „Knospung oder Septenbildung", sondern suchte überhaupt den ontogenetischen Gang der Lungenentwicklung festzustellen mit den sie bedingenden Faktoren. Dabei lieferte die Vogellunge, als die bisher bestuntersuchte, mit dem leicht erhältlichen Material, den festen Ausgangspunkt für die weiteren Untersuchungen. Von diesem Punkte konnte ich einerseits zu den einfacheren Verhältnissen der niederen Wirbeltiere übergehen, andererseits aber die weitere Komplizierung bei den Säugern verfolgen. Mit anderen Worten, nach Gewinnung eines klaren Bildes der ganzen Entwicklung und des Prozesses der Knospung bei der Vogellunge, galt es zu verfolgen, welche allmähliche Veränderung dieser Prozess, von den höheren Reptilien zu den niederen und von diesen zu den Amphibien, erfuhr. Möglicherweise liess sich eine kontinuirliche Kette mit all ihren Gliedern auffinden. Schliesslich gelang es vielleicht noch zu zeigen, wie sich die Säugetierlunge als weiteres Glied an diese anschloss.

Die anzuwendende Methode war ziemlich einfach. Nach Kenntnissnahme der betreffenden, ausgebildeten Lungen wurden die embryonalen Lungen möglichst verschiedener Repräsentanten

jeder Tierklasse untersucht, wobei die Untersuchung auf verschiedene Stadien der betreffenden Lungen, möglichst von ihrer ersten Anlage an, ausgedehnt wurde. Soweit es die Kleinheit und die teils schwierige Behandlung (Schildkröten) des Objektes gestattete, wurden die Lungen herauspräpariert, nach Aufhellung total untersucht unter dem Mikroskop, dann die eine Lunge sagittal, die andere transversal geschnitten.

Untersucht wurden:

Vögel.

Hühnchen vom 4.—9. Tage inklusive.

Reptilien.

Anguis frag.	4	Stadien
Gehyra ocean.	4	„
Lacerta vivipara	2	„
Lacerta muralis	2	„
Emys lut.	5	„
Crocodilus	2	„
Hatteria punct.	3	„

Amphibien.

Salamandra mac.	5	„
Rana temp.	5	„
Pelobates fuscus	6	„

Vögel.

Hühnchen.

Ausgewachsene Lunge: Die Lunge ist, nach den Untersuchungen von Campana (6), Roché (40), E. Schulze (42), Baer (3), und Anderen, ein relativ kleines Organ. Der extrapulmonale Bronchus tritt in der oberen Hälfte der Lunge in diese ein und dringt als sogen. Mesobronchus, unter Abgabe zahlreicher Aeste, der Bronchi II. Ordnung, bis zu ihrem distalen Ende vor, wo er in den abdominalen Luftsack mündet. Vom Vestibulum, eine Erweiterung im oberen Viertel des Mesobronchus, gehen vier untereinander gelegene Aeste ab, die sog. Bronchi diaphragmatici, während ein starker Ast an seinem distalen Ende zum hinteren diaphragmatischen Luftsack führt. Die Bronchi II. Ordnung münden teils direkt, teils indirekt in Luftsäcke, von denen beim Huhn jederseits fünf vorhanden sind, während andere Vögel deren

mehr oder weniger besitzen, wie neuerdings Roché (40), nachwies. Ferner geben sie zahlreiche fiederförmig angeordnete Aeste ab, die Bronchi III. Ordnung oder Lungenpfeifen, welche die Hauptmasse der Vogellunge ausmachen und entweder blind enden, oder miteinander communicieren. Sie enthalten das eigentliche respiratorische Lungengewebe. Um diese Pfeifen sitzen die Lungenbläschen oder Alveoli, durch feine Septen von einander getrennt.

Das bewimperte Cylinderepithel der grossen und mittleren Bronchen geht allmählich in das Plattenepithel der Alveoli über. Die Angaben, das Epithel betreffend, sind verschieden. Nach den einen ist es ursprünglich mehrschichtig und wird erst einschichtig durch allmähliches Nachrücken der tiefer liegenden Zellen. Nach andern findet nur eine Abflachung der von Anfang an einschichtigen Epithellage statt.

Wir sehen also, kurz zusammengefasst, das ziemlich compakte Gewebe der Lunge nach allen Richtungen hin von einem Röhrensystem durchzogen. Die Röhren nehmen immer mehr an Dicke ab und enden schliesslich in eine Anzahl Bläschen oder Alveoli. Einige derselben hingegen haben sich zu kolossalen membranösen, ausserhalb der Lunge befindlichen Blasen oder Luftsäcken erweitert.

Embryonale Lunge: Zu deren ältesten Untersuchungen gehören die Rathkes (37), dessen Resultate aber wenig mit den neueren übereinstimmen; so hat, nach ihm, die Lunge am fünften Tag meist noch keinen Hohlraum, am sechsten Tag eine wahrscheinlich nur einfache Röhre — ich kann sie übergehen. Die sich daran anschliessenden Untersuchungen Selenkas (41) beschränken sich auf die mikroskopische Untersuchung von Totalpräparaten.

C. E. v. Baer (2), Remak (38), Goette (19), Balfour (13), etc. verdanken wir unsere heutigen diesbezüglichen Kenntnisse, die jedoch noch in manchen Punkten einer Vervollständigung bedürfen. Wenn auch die wesentlichen Züge der Entwicklung der Vogellungen klar liegen, so ist doch der eigentliche Wachstumsprozess der Lunge wenig berücksichtigt worden, denn ausser Remaks (38), und Köllikers (24 und 25) kurzen, und Bolls (5) anfechtbaren Ausführungen besitzen wir keine, welche die Frage, wie geht der eigentliche Wachstumsprozess vor sich,

beantworten. Auch über die allmähliche Entstehung des Röhrensystems und ihre Reihenfolge fehlen genauere Untersuchungen, was z. B. die immer wieder vorkommende, falsche Annahme erklärt, dass die kolbige Anschwellung am Ende des epithelialen Rohres, in dem Lungensäckchen vom dritten Tag, schon die Anlage des abdominalen Luftsackes sei.

In neuerer Zeit ist ferner von Baer (3) bestritten worden, dass die Luftsäcke, wie bisher angegeben wurde, Ausstülpungen der Bronchen sind. Er schreibt: „Die Luftsäcke stellen ein System von . . . Hohlräumen dar, welche von einer äusserst zarten, fast vollkommen durchsichtigen Membran umschlossen sind. Man hat diese Membran allgemein als Fortsetzung der Bronchialwände und die Luftsäcke als Ausstülpungen der Bronchen betrachtet. Dieser Auffassung kann ich mich nicht anschliessen, schon deshalb nicht, weil die Luftsäcke im frühen Embryonalstadium als durchaus selbständiger Teil der Lungenanlage, gleichsam als besondere Lappen auftreten, dann aber vor Allem, weil diese Membran mit den Wänden der grossen Bronchen auch morphologisch in gar keine Beziehung gebracht werden kann. Wir müssen vielmehr die Luftsäcke als einen besonderen Teil des Respirationsapparates, als etwas zu den Lungen Hinzugekommenes betrachten".

Da Boll (5) der Einzige ist, der sich speziell die Lösung der Frage: wie wächst die Lunge des Hühnchens? gestellt hat, muss seine Arbeit kurz besprochen werden. Er hat sich bei derselben auf das Studium der Lunge von acht- bis zwölftägigen Embryonen beschränkt, was kaum zu einwandfreien Resultaten führen konnte. Er kam denn auch zu einem Schluss, der in direktem Gegensatz zu dem Anderer steht; nach ihm handelt es sich bei der Lunge um einen komplizierten Durchwachsungsprozess von Epithel und Bindegewebe, wobei aber das Bindegewebe, oder vielmehr die Capillaren, das primäre sind. Er schreibt: „Das wachsende cap. Rohr übt einen, in der Richtung seiner Längsachse wirkende Druckkraft aus, und diese treibt das Epithel vor sich her, es gleichzeitig verdünnend; dadurch entstehen die Lungeneinschnitte." Zu dieser Annahme sieht er sich berechtigt:

1. weil er nie ein eigenes Wachstum der epithelialen Lungenanlage beobachten konnte. Während schon direkt beobachtet wurde, dass Blutgefässe eigenes Wachstum haben, und proprio

motu Sprossen treiben, sei dies bei Epithelsprossen nie der Fall gewesen;

2. durch die Beobachtung, dass immer dorten, wo Capillaren gegen das Epithel vordringen, dieses dünn ist, wo keine sind, hingegen hoch, womit aber seine sehr schematisch gehaltenen Abbildungen nicht übereinstimmen. Ferner unterlässt er es, die nach seiner Lösung wichtig gewordene Frage: wie wachsen die Capillaren, zu behandeln. Aus allen diesen Gründen ist seine Behauptung (denn trotz seiner Beweise kann man sie schwerlich anders nennen) sehr anfechtbar. Das umsomehr. da bei allen Bildungen, die ähnlich der Lunge entstehen, so bei den Drüsen, den Haaren, den Zähnen etc. das Epithel immer den ersten Anstoss gibt und in das Bindegewebe vordringt.

Stieda (44) sagt hierüber: „Wie wächst der ursprünglich einfache Lungenkanal aus? was gibt den ersten Anstoss zum Wachstum, das Epithel oder das Bindegewebe, oder, wie Boll sagt, die Blutgefässe? Die Beantwortung dieser Frage scheint mir gerade für die Lunge ausserordentlich wichtig. Meiner Ansicht nach ist unbedingt das Wachstum des Epithels das primäre und das Wachstum des Bindegewebes resp. der Blutgefässe das sekundäre.

Eine Bildung der provisorischen Lungenbläschen findet schon zu einer Zeit statt, wo noch gar keine Blutgefässe im Bindegewebe sichtbar sind.“

Und Kölliker (24) spricht sich dahin aus: „Es ist immer das Epithelrohr welches den ersten Anstoss zur Sprossenbildung gibt, dadurch dass dasselbe, durch wiederholte Längsteilung seiner Zellen in bestimmter Richtung, in der Fläche wächst; immerhin hat man sich die Faserhülle der Bläschen doch auch als selbstständig mitwuchernd zu denken.“

Im Folgenden gebe ich die Resultate meiner eigenen Untersuchung und dazu die nach meinen Präparaten angefertigten Zeichnungen. Nur was die allererste Anlage der Lunge anbelangt, verlasse ich mich auf die Angaben meiner Vorgänger, welche mit einander übereinstimmen, abgesehen von der Frage, ob die erste Anlage einfach oder paarig, ferner ob sie solid ist, oder gleich mit einem Epithelrohr versehen.

Die Lunge entsteht am Anfang des dritten Tages als eine paarige resp. unpaare Vortreibung oder Ausstülpung des

Vorderdarmes. Am Ende des dritten Tages erkennt man am Oesophagus zwei deutliche Höckerchen oder Säckchen, aus dichtem Bindegewebe von einem, mit dem Oesophagus zusammenhängenden Epithelrohr durchzogen. Dieses besitzt, an seinem Ende, eine bläschenförmige, oder kolbige Auftreibung: das primäre Lungenbläschen, von dem Balfour u. A. sagen es scheine sich zum abdominalen Luftsack zu entwickeln.

Am vierten Tage sind die beiden Säckchen grösser geworden, und sieht man, bei auffallendem Licht, einen dunklen Streifen, der, in der Nähe des Oesophagus beginnend, bis nahe an das distale Ende des Säckchens reicht. Ein Querschnitt (Fig. 1 Taf XXXI) zeigt das Lungensäckchen noch in continuirlichem Zusammenhang mit dem Darm. Es hat drei Flächen von denen die laterale und mediale ventral in eine stumpfe Kante auslaufen, während der Uebergang der dorsalen und lateralen Seite abgerundet ist. Ein (Fig. 2 Taf. XXXI) schräg verlaufender, mit dem primären Lungenbläschen endender Kanal durchsetzt das ganze Säckchen und reicht fast an dessen distales Ende ohne Zweige abzugeben. Er unterscheidet sich in gar nichts vom Darm.

Das den Lungenkanal d. h. den Mesobronchus auskleidende Darmdrüsenblatt scheint (Fig. 3, Taf. XXXI) auf den ersten Blick aus einem mehrschichtigen, hohen Cylinderepithel zu bestehen; genauere Untersuchung lehrt, dass es sich deutlich um ein einschichtiges Cylinderepithel handelt, dessen Zellen immer durch die ganze Dicke des Epithels reichen und am einen Ende zu einem dünnen Faden ausgezogen sind, der sich oft mit Mühe bis zum Lumen resp. der Basis verfolgen lässt. Die Zellen sind so angeordnet, dass abwechselnd der dicke und der dünne Teil am Lumen sich befindet. Die Kerne sind gegeneinander abgeplattet und verschoben und liegen dadurch auf verschiedener Höhe, so den Eindruck verstärkend, dass es sich um ein mehrschichtiges Epithel handelt. Dieses eben beschriebene einschichtige Epithel werde ich künftig ausschliesslich kurzweg hohes Cylinderepithel nennen. Verschiedene Zellen, deren Kerne immer in der Nähe des Lumens angetroffen werden, sind in Mitose begriffen, wobei immer die Spindelachse senkrecht zur Längsachse steht. Zwischen den gewöhnlichen Zellen befinden sich andere von sehr schmaler Gestalt, mit langgestrecktem, dünnen Kern, der die Farbe stärker

aufnimmt, und werden sie durch diese Merkmale leicht erkannt. Schon Küttner (26) und Stieda (44) haben diese Zellen beobachtet und die Ansicht ausgesprochen, dass es wahrscheinlich junge Epithelzellen seien, es genaueren Untersuchungen überlassend, dies festzustellen. Ich selbst habe keine Klarheit über die Bedeutung dieser Zellen, die ich vorläufig, nach ihrer Gestalt, Keilzellen nennen will, erlangt. Am Schlusse dieser Arbeit komme ich darauf zurück.

Das Parenchym der Lunge besteht, wie beim Darm, aus Bindegewebe, dessen Kerne ziemlich dicht neben einander liegen, am dichtesten um das Epitelrohr herum, wo sie nicht mehr rund, sondern gegen das Rohr zu abgeplattet sind. In dem Gewebe erkennt man einige wenige Blutgefässe. Der Grund für ihre anscheinend geringe Zahl ist, nach Boll, der Mangel an Gerinnungsfähigkeit des Blutes junger Embryonen, sowie seine grosse Flüssigkeit, wodurch es fast gänzlich aus dem Körper entweicht, bei Herausnahme des Embryo, und die dünnwandigen Gefässe so collabieren, dass sie vom Bindegewebe nicht zu unterscheiden sind.

Das Lungensäckchen wird, wie der Darm, vom Peritoneum überzogen, welches das Aussehen eines mehrschichtigen Epithels hat, genau wie beim Mesobronchus: jedoch auch hier handelt es sich um ein einschichtiges Epithel bei dem die Mehrschichtigkeit nur eine Täuschung ist.

Das primitive Lungenbläschen am Ende des Mesobronchus unterscheidet sich von diesem selbst nur durch seine bläschenartige Erweiterung, und dadurch dass seine Zellen noch etwas höher sind.

Am fünften Tage ist die Lunge schon komplizirter, grösser geworden, und hat sich die Verbindungsbrücke mit dem Darm sehr verschmälert. Dies geschieht, wie Fischelis (14) zeigt, durch allmähliches Entgegenwachsen der beiden Seiten der Lunge, wodurch diese Brücke immer mehr eingeschnürt wird bis zur vollständigen Abschnürung der Lunge vom Darm. Ungefähr in der Mitte des Mesobronchus befindet sich dorsal ein Zweig, dem späteren ersten Bronchus diaphragmaticus, der aussieht wie ein gestieltes Bläschen, und in seiner ganzen Struktur dem prim. Lungenbläschen am Mesobronchusende gleicht. Darunter ist eine Ausbuchtung, die erste Anlage des Vestibulum. Im Uebrigen zeigt die Lunge die gleichen Verhältnisse, wie bei dem vorher-

gehenden Stadium, nur dass die ganze mesodermale Umhüllung des Mesobronchus dichter geworden ist und die äussere epitheliale Bekleidung sich abgeplattet hat, zwei beachtenswerte Vorgänge.

Am sechsten Tage (Fig. 4 Taf. XXXI) hat sich unterhalb des ersten, am Mesobronchus befindlichen, dorsalen Lungenbläschen ein zweites, ganz gleiches gebildet, das zum zweiten Bronchus-diaphragmaticus wird; zwischen beiden befindet sich, als trennende Wand, eine in das Lumen des Mesobronchus vorspringende Leiste, die vorläufig Septum genannt werden mag. (Fig. 5 Taf. XXXI) ist ein Querschnitt durch diese sechstägige Lunge auf der Höhe eines dieser Bläschen. Es muss die genauere Untersuchung zweier aufeinander folgender Bläschen und des zwischen ihnen liegenden Septums zur Lösung der Frage führen: hat das Darmdrüsenblatt des Mesobronchus an dieser Stelle zwei Knospen getrieben die in das Bindegewebe der Lungenwand vorgedrungen sind — oder aber hat sich das Lumen des Mesobronchus, bei der Vergrösserung der ganzen Lunge, erweitert und sind zugleich durch Wucherung des Bindegewebes drei Leisten oder Septen in das Lumen vorgedrungen, unter Abgrenzung von zwei Bläschen, die eigentlich den zwischen ihnen übrig gebliebenen Theil des Mesobronchus darstellen. Das Schema Fig. 2 (Taf. XXX) erläutert vorstehend Gesagtes.

Ein günstiger Längsschnitt durch die Lunge eines sieben Tage-Embryos (Fig. 8, Taf. XXXI) hat, in Verbindung mit den übrigen Beobachtungen, die sichere Lösung dieser Frage ermöglicht. Bevor ich zu seiner Beschreibung übergehe, seien noch die allgemeinen Verhältnisse dieser Lunge wiedergegeben. Wie Fig. 6 u. 7, Taf. XXXI zeigen, hängt die Lunge nur noch durch ein schmales Band mit dem Darm zusammen. Am Mesobronchus befinden sich sowohl dorsal wie nun auch ventral schon eine ziemliche Anzahl Zweige, von denen die proximalen und dorsalen die ältesten, die distalen die jüngsten sind. Dem entsprechend sind auch erstere viel grösser, die Stiele länger, sodass die Bläschen ziemlich weit abgerückt sind vom Mesobronchus. Noch ein Bläschen befindet sich am Mesobronchus, gerade über dem Vestibulum und ist proximal gerichtet. Im ganzen sind sechs primäre Lungenbläschen vorhanden, die sich durch nichts von einander unterscheiden und von denen das eine das distale Ende des Mesobronchus bildet.

Der Mesobronchus hat nur noch in seiner oberen Hälfte ein hohes Cylinder-Epithel, das sich distal allmählich zu einem Pflaster-Epithel abplattet, während alle primären Lungenbläschen, wie das zuerst beobachtete am Ende des Mesobronchus, das typische hohe Cylinderepithel besitzen.

Fig. 8, Taf. XXXI ist die Abbildung des vorher erwähnten günstigen Längsschnittes zur Feststellung, ob es sich um Sprossung oder Septenbildung handelt. Die Zeichnung zeigt ein seitenständiges, primäres Lungenbläschen mit zwei anstossenden „Septen". Die Epithelzellen sind am höchsten im Fundus des Bläschens, wo sie dicht gedrängt, die Kerne gegeneinander abgeplattet und stark übereinander verschoben sind. Gegen die Höhe des Septums werden die Zellen allmählich niedriger, breiter, die Kerne runden sich ab, rücken mehr und mehr von einander, bis schliesslich das Pflasterepithel des Mesobronchus zustande kommt. Aehnlich, jedoch weiter vorgeschritten, ist der Prozess bei dem die Lunge überkleidenden Epithel; bei einer vier Tage alten Lunge hohes Cylinderepithel, am fünften Tage Pflasterepithel, ist es jetzt zu einem Plattenepithel geworden.

Wie verhält sich das Bindegewebe? Es ist ziemlich gleichmässig dicht, mit rundlichen Kernen. In der Nähe des Bläschens hingegen ist es dichter, seine Kerne abgeflacht parallel zur Oberfläche des Bläschens, und teils direkt an dieses angepresst, wodurch schon die erste Anlage einer, um die Bläschen cirkulär verlaufenden Faserschicht angedeutet ist. Wenn es sich um eine Septenbildung handelte, müsste das Bindegewebe in den Septen, besonders wenn sich dort ein Blutgefäss befindet, am dichtesten sein; jedoch ist wenig Unterschied vorhanden, aber immerhin ist es dort eher lockerer, dünner wie umgekehrt. Hingegen befindet sich thatsächlich gerade an den Stellen, dem Fundus der Bläschen, die Verdichtung, wo sie, handelte es sich um den Prozess der Septenbildung, nicht sein sollte.

Was muss nun aus diesen Beobachtungen geschlossen werden? Nach dem Verhalten einerseits des Epithels in Mesobronchus und Lungenbläschen, andererseits des Bindegewebes der Lungenwand, muss geschlossen werden, dass es sich, was mit den bisherigen Untersuchungen übereinstimmt, bei der Vogellunge um den Knospungsprozess und zwar, nach allen meinen Beobachtungen, ausschliesslich um diesen handelt. Wir sehen wie

überall, wo sich am Mesobronchus eine Knospe in Form eines hohlen Bläschens bildet, das Epithel in diesem ein ganz charakteristisches Aussehen gewinnt: es wird zum (S. 596 beschriebenen) hohen Cylinderepithel Ein gleiches Aussehen hat auch das, zum ersten primären Lungenbläschen erweiterte Mesobronchusende. Ferner sehen wir überall um die Bläschen herum das Bindegewebe zusammengepresst, seine Zellen abgeplattet. Dies alles sind charakteristische Erscheinungen des Knospungsprozesses, bei dem der Mesobronchus selbst unter Zusammendrängen des Bindegewebes in die Lunge hinein wächst, und ferner in diese hohle Knospen treibt, welche zu Kanälen werden. Die primitiven Lungenbläschen sind die charakteristische Art dieses Sprossungsprozesses, von dem Kölliker schreibt: „Die Sprossenbildung geht so vor sich: dass das Epithelrohr durch wiederholte Längsteilung seiner Zellen in bestimmter Richtung in die Fläche wächst. Die jedoch nicht durch freie Zellbildung zwischen den vorhandenen Zellen vor sich geht, sondern als fortgesetzte Vermehrung dieser selbst und zwar durch Zerfallen derselben der Länge nach in zwei Zellen zu denken ist."

Ferner sagt er: „Die anfänglich blinden Enden entsprechen natürlich nicht den Lungenbläschen, sondern werden zu den Bronchen. Erst von dem Zeitpunkte an, wo Pflasterepithel in den Enden auftritt, wird man von Lungenbläschen reden dürfen. Und die Lungenbläschen sind natürlich Ausstülpungen der Bronchialenden, hervorgegangen aus den letzten Wucherungen des primitiven Drüsenblattes."

Hiemit ist aber keine Erklärung gegeben, wie der Prozess eigentlich vor sich geht: wieso und warum ist in den Bläschen das Epithel ein hohes Cylinderepithel? Nach meinen Untersuchungen geht der Prozess auf folgende Weise vor sich. An einer lokal begrenzten Stelle des Darmdrüsenblattes findet eine starke Vermehrung seiner Zellen statt, „durch Zerfallen derselben der Länge nach". Da der Widerstand des dahinter liegenden dichten Bindegewebes zu gross ist, als dass die in starker Vermehrung begriffenen Zellen dieses einfach zusammendrängen könnten um sich den nötigen Raum zu verschaffen, werden sie mehr und mehr aneinander gepresst Wäre statt dem dichten nur ein spärliches, lockeres Bindegewebe vorhanden, so würden sich die Zellen in dem Verhältnis ausdehnen, wie sie sich vermehren. —

eine Vermutung, die im weiteren Verlauf dieser Untersuchungen ihre Bestätigung finden wird. Hier aber platten sich die Zellen gegeneinander immer mehr ab, im Verhältnis zu ihrer Vermehrung, bis durch gegenseitige Verschiebung des Zellleibes und der Kerne, infolge des beschränkten Raumes, das hohe Cylinderepithel, wie wir es in allen primitiven Lungenbläschen finden, zustande kommt. Dieses besitzt die Kraft, sich Raum zu schaffen. Es drängt das Bindegewebe zusammen und am Mesobronchus entsteht eine Ausbuchtung: das primitive Lungenbläschen. Durch die fortgesetzte Vermehrung der Zellen dringt letzteres immer tiefer in das Gewebe ein, wobei der Fundus die grösste Arbeit leistet und dementsprechend sind auch hier die Zellen am höchsten und dichtesten. Während dieses Vordringens des Bläschens, und als eine Unterstützung desselben, dehnen sich die Zellen in seinem Halsteil allmählich wieder aus, im Bestreben ihre ursprüngliche Form, die der Zellen im distalen Mesobronchusteil, zu gewinnen. So sahen wir (in Fig. 8, Taf. XXXI) vom Fundus des primitiven Lungenbläschens bis zum Mesobronchus alle Uebergänge von der einen Epithelform zur andern.

Dass thatsächlich eine solche Abplattung des Epithels stattfinden kann und stattfindet, beobachtet man hier, ebenso wie auch am äusseren Epithel der Lunge. Born (4) hat an jungen Froschlarven gleiche Beobachtungen gemacht und ein diesbezügliches Gesetz abgeleitet. Er schreibt hierüber:

> „Die Beobachtung, dass die Epithelzellen der Froschlarven im Verbande meist breiter als hoch sind, während die einzelne isolierte Zelle die Kugelgestalt anzunehmen strebt, weist auf die richtige Annahme hin, die man zur Erklärung der merkwürdig raschen Bedeckung einer Wunde mit Epidermis zu machen hat. Die platte Form der Epidermiszellen der jungen Larven . . . . . kann nicht eine rein passive sein, sondern wir müssen annehmen, dass die Epidermiszellen . . . . . so lange sie in natürlichem Verbande stehen, vital das Bestreben haben, sich über die Kugelgestalt heraus, auf Kosten ihres Höhendurchmessers, in der Fläche auszudehnen. Ein solches allgemeines Abplattungsbestreben erscheint funktionell zweckmässig, indem die Epidermiszellen dadurch leicht jeder lokalen Vergrösserung, auch bei ausbleibender Zellenvermehrung, ohne widerstrebende Spannung, zu folgen im Stande ist.“

Es ist nur eine Folge dieser Entwicklung, wenn schliesslich in den eigentlichen Lungenbläschen oder Alveoli das Epithel zu einem platten wird. Doch geschieht das erst in einem späteren Stadium, das über dem letzten von mir untersuchten neuntägigen Embryo hinausliegt. Küttner (26) sagt hierüber:

> „Mit der Entwicklung der Lunge entstehen aus diesen Spindelzellen (des hohen Cylinderepithels) die verschiedensten Zellformen der Epithellage, die polyedrische, cylindrische, cubische, und Plattenform hängt ab von der grösseren oder geringeren Raumbeschränkung; die Zelle adaptiert sich dem Raume und wechselt, ihm entsprechend, ihre ursprüngliche Form und Grösse "

Bei diesem Sprossungsprozess ist also das Epithel das Wichtige; durch seine lokale Vermehrung werden die Sprossen in das darunter liegende Bindegewebe getrieben. Natürlich verhält sich das Bindewebe dabei nicht rein passiv, durch seine fortgesetzte Vermehrung folgt es nicht nur der allgemeinen Vergrösserung der Lunge, sondern es verdichtet sich auch überhaupt, wie wir bei zwei Stadien vom vierten und fünften Tage gesehen haben, wodurch sowohl Mesobronchus wie Sprossen sich relativ nur wenig auszudehnen vermögen und auf der Stufe von engen Kanälen verharren. Die Zellen platten sich hauptsächlich nach der Längsrichtung der Kanäle ab, während überall dorten, wo das Bindegewebe spärlich und locker, daher wenig widerstandsfähig, wie bei Reptilien und besonders Amphibien ist, sich die Epithelzellen nach zwei Richtungen ausdehnen; statt engen Kanälen erhalten wir dann, wie später gezeigt wird, mehr blasenförmige, weite Räume, die kaum noch an Kanäle erinnern.

Aus vorhergehendem ergiebt sich, dass das primäre Lungenbläschen am Ende des Bronchus keineswegs, wie Remak, Selenka, Balfour etc. angeben, die erste Anlage des abdominalen Luftsackes ist, sonst müsste ebenso jedes primäre Lungenbläschen, deren Zahl eine immer grössere wird, die Anlage eines Luftsackes sein; es ist nichs weiter wie die charakteristische Art der Verlängerung des Mesobronchus.

Die weitere Entwicklung der Lunge vom siebenten Tage an geht in den beschriebenen Bahnen vor sich. Sie nimmt in jeder Richtung an Grösse zu. Der Mesobronchus durchzieht als einheitliches Rohr unter Abgabe immer weiterer, seitlicher Aeste

die ganze Lunge bis an ihr distales Ende. Dabei ist von einer Zwei-Teilung, wie sie Baer annimmt, keine Spur, sondern er durchzieht ungeteilt die ganze Lunge, während der ventrale Seitenast, der zum hinteren diaphragmatischen Luftsack geht, und den Baer als einen Teil des Hauptbronchus auffasst, als Seitenknospen an letzterem entsteht, wie auch Zumbusch angiebt (46).

Fig. 9 und 10, Taf. XXXI, sind möglichst getreue, microsc. Zeichnungen nach einer aufgehellten Lunge am Ende des achten Tages. Sie zeigt im Kleinen die Verhältnisse der ausgewachsenen Lunge, jedoch fehlen ihr noch Alveoli. Die fünf Luftsäcke sind auch schon angelegt und zeigen alle Grade der Entwicklung, aus der auf das deutlichste hervorgeht, dass sie, entgegen Baer's (3) Ansicht, Ausstülpungen und daher direkte Fortsetzungen der Bronchen sind.

Der abd. und der vord. diaph. Luftsack ragen, als grössere Blasen, über die eigentliche Lunge heraus. Der erstere ist eine direkte Fortsetzung des Mesobronchus in das Bindegewebe und zeigt ganz gleiche Form und Verhältnisse wie er. Thatsächlich ist er auch gar nichts anderes wie das primäre Lungenbläschen des Mesobronchusendes, das in ein Bindegewebe hineinragt, welches viel dünner ist wie das Lungengewebe selbst, und wie ein breiter Saum den distalen und medialen Rand der Lunge umgiebt. Dieses dünne Bindegewebe bietet wenig Widerstand und so kann sich das, ausserhalb der Lunge gelegene Lungenbläschen immer mehr ausdehnen und wird allmählich, unter Verdünnung seiner Wand und Abflachung seines Epithels zum grossen abd. Luftsacke. Das Gleiche is der Fall mit dem, auf der Abbildung schon relat. grossen, vord. diaphrag. Luftsack, der die Erweiterung des Endes eines Bronchus zweiter Ordnung ist. Die übrigen drei Luftsäcke zeigen alle Grade der Entwicklung.

Der claviculare Luftsack hat noch ganz die, jedem primitiven Lungenbläschen eigentümliche, kolbige Gestalt, mit der verdickten Epithelauskleidung, ist aber noch nicht über die eigentliche Lungenwand hervorgetreten.

Der cervikale Luftsack hingegen tritt über diese schon hinaus, zeigt aber noch keine auffallende Erweiterung und Vergrösserung, im Verhältniss zu den übrigen Bronchioli, während

Der hintere, diaphragmatische Luftsack sich bereits durch bedeutende Weite auszeichnet.

Wie früher gesagt, besitzt das Huhn in jeder Lunge fünf Luftsäcke, während bei andern Vögeln die Zahl der Luftsäcke zwischen vier und elf variiert. Sie sind stets Endigungen der Bronchen und unterscheiden sich in nichts, bei ihrer Anlage, von primären Lungenbläschen. Daher darf die kaum anfechtbare

Vermutung ausgesprochen werden, dass jeder Bronchus die Fähigkeit besitzt, sich an seinem Ende, durch besonders starkes Wachstum, zu einem Luftsack zu erweitern, wenn er in eine Bindegewebslage gelangt, die ihm keinen zu grossen Widerstand entgegensetzt.

Zusammenfassung der Befunde bei Vögeln (resp. Hühnchen).

I. Die Lunge ist eine Ausstülpung des Vorderdarmes; ihr Kanalsystem entsteht ausschliesslich durch den Prozess der Knospung.

II. Der Hauptkanal oder Mesobronchus, die direkte Fortsetzung des extrapulmonalen Bronchus, wächst an seinem Ende ungeteilt fort und giebt dabei, durch Knospung, Seitenzweige ab, welche ihrerseits wieder durch Knospung sich verzweigen.

III. Das primäre Lungenbläschen ist die typische Entstehungs- und Wachstumsform eines jeden Bronchus, einerlei welchen Grades.

IV. Die primären Lungenbläschen sind mit, für diese typischem, hohen Cylinderepithel ausgekleidet, das sich im Hals gegen das Lumen des Bronchus zu allmählich abplattet.

V. Die Abplattung des Epithels der Lunge schreitet immer weiter vor, bis sich schliesslich, in der ausgewachsenen Lunge, alle Uebergänge zum Plattenepithel der Alveoli finden, welch letzteres sich continuierlich aus dem hohen Cylinderepithel entwickelt hat.

VI. Jeder Bronchus besitzt die Fähigkeit, sich durch starke Vergrösserung seines Endes zu einem Luftsack zu entwickeln. Dieser unterscheidet sich in seiner Anlage und Entwicklung keineswegs von einem primären Lungenbläschen.

Da die Untersuchung der Vogellunge nicht das erwartete Resultat ergab, war zu vermuten, dass sich bei den Reptilien Uebergangsformen finden würden, zwischen der Bildungsweise der Lunge von Amphibien einerseits, von Vögeln andererseits. Die Reptilien bieten ja in mehrfacher Hinsicht Uebergangs-

formen von den niederen zu den höheren Wirbeltieren. So sehr die ausgewachsene Lunge der niederen Reptilien (Lacertilier und Ophidier) und der Amphibien einerseits sich gleichen, so wenig ist dies der Fall für die Lungen der höheren Reptilien, Schildkröten und Crocodilier andererseits, die sich sehr den Vogellungen nähern. Während es sich bei ersteren um weite, dünnwandige Säcke handelt, von deren Wänden aus dünne Septen in das Innere vorspringen, besitzen letztere ein dichtes, von vielen Kanälen durchbohrtes Parenchym, das ein badeschwammartiges Aussehen hat, welches auffallend an die Vogel- und Säugerlunge erinnert.

Reptilien.

Ausgewachsene Lunge.

Meckel (28), E. Schulze (42), Stannius (43), zuletzt Miller (30) und Milani (29) geben ausführliche Beschreibungen der ausgewachsenen Reptilienlunge. Nach ihnen lässt sich verfolgen wie die, bei den niedersten Reptilien noch sehr einfache, direkt an die Amphibien anschliessende Lunge sich allmählich mehr und mehr kompliziert durch Vergrösserung ihrer Respirationsfläche. Dies geschieht, nach Stannius, durch maschige Vorragungen: „grössere Maschen schliessen kleinere und kleinste in grösserer Zahl ein. Diese Maschen sind Träger respiratorischer Gefässe.“ Ferner beginnt die Komplizierung immer proximal und schreitet distalwärts fort, so dass die Lunge im proximalen Teil oft eine ziemlich hohe Ausbildung zeigt, während sie distal mehr oder weniger zurückbleibt.

Der extrapulmonale Bronchus mündet bei den niederen Formen am proximalen Teil in die Lunge. Seine Eintrittsstelle wandert, bei den höheren Reptilien, allmählich distal und medialwärts und hat bei den Crocodiliern schon die Mitte der Lunge erreicht. Diese Verschiebung ist teils bewirkt durch grössere Ausdehnung des proximal gelegenen Lungenzipfels, teils durch tieferes, schräges Vordringen des Bronchus in die Lunge.

Am einfachsten ist die Lunge bei Hatteria und den Lacertiliern, welche dünnwandige, weite Säcke mit grossem centralen Hohlraum darstellen und mehr oder weniger weit ins Innerere vorspringende Septen, die Nischen und Crypten abgrenzen. Innerhalb dieser Ordnung finden sich jedoch auch Uebergänge zu höherer Entwicklung, so z. B. bei den Varaniden.

Bei den Ophidiern ist der vordere und mittlere Teil dieses centralen Hohlraumes schon sehr eingeengt durch in denselben vorspringende grössere und kleinere Septen. Der hintere Teil hingegen ist ein weiter Sack mit niederen Septen.

Die Chelonier und Crocodilier nehmen die höchste Stufe ein, und scheinen direkt den Uebergang zu den höheren Wirbeltierformen zu bilden. Ihre Lungen zeigen, nach Wiedersheim (45), ein fein verästeltes Bronchialsystem von röhrigem, maschigem, badeschwammartigem Gefüge.

Bevor ich zur Beschreibung der Entwicklung der Reptilienlunge übergehe, wie sie sich nach meinen Befunden ergibt, muss ich dreierlei vorausschicken.

1. Ich bezeichne als centralen Luftraum den mehr oder weniger weiten Hohlraum innerhalb der Lunge, in welchen der extrapulmonale Bronchus mündet, resp. sich fortsetzt.
2. Die an der Wand ins Innere vorspringenden kürzeren und längeren Leisten nenne ich, wie die übrigen Autoren, der Einfachheit halber Septen, wobei ich ausdrücklich bemerke, dass ich mit dieser Bezeichnung absolut nichts über die Genese dieser Gebilde aussage.
3. Die Bezeichnung Kammern gebrauche ich für die ganz grossen, Nischen und Crypten für die kleineren und kleinsten Abteilungen der Lunge und nicht, wie Milani, Kammern, Alveolen und Crypten. Er schreibt hierüber (S. 548): „die grösseren Nischen mögen Alveolen, die kleineren Crypten heissen.“ Diese Bezeichnung führt aber leicht zu der irrigen Annahme, dass diese Alveolen mit denen der Vögel und Säuger zu homologisieren sind, während dies eher der Fall wäre für die Crypten. Nach meiner Bezeichnung sind also die Crypten stets die letzten, kleinsten Räume der Lunge.

Lacertilier.

Anguis fragilis.

Ausgewachsene Lunge: assymmetrisch, die linke kleiner, mehr ein Anhang der rechten; letztere ein langer, schmaler Sack; „beide in ihrem ganzen Umfang und bis zu ihrem hinteren Ende zellig“ (Meckel 28) „im vorderen Teil ein grösseres Septum, das ungefähr parallel der dorsalen Lungenwand verläuft.“ (Milani 29.) Von vorn nach hinten nehmen die Nischen an Grösse zu und die Septen an Höhe ab.

Embryonale Lunge: Die Lunge eines 4 mm langen Embryo besteht aus zwei ungleich grossen Säckchen. Der Bronchus mündet medial im zweiten Längenviertel. Ein gleichmässiges Maschenwerk von mehr rundlichen Zellen, die ich vor-

läufig Ausbuchtungen nennen will, ist nach der Aufhellung sichtbar. Ein Längsschnitt (Fig. 11, Taf. XXXII) zeigt einen centralen Hohlraum, der in der Mitte am weitesten ist, proximal und distal allmählich an Weite abnimmt. Dieser Hohlraum besitzt regelmässige Ausbuchtungen, resp. kleine Septen, die proximal am grössten sind, distal immer niedriger werden und sich schliesslich ganz verlieren, so dass das Ende der Lunge ein glattes Rohr darstellt, das jedoch an seiner Spitze eine kleine Auftreibung zeigt, die sehr an das primäre Lungenbläschen am Mesobronchusende beim Hühnchen erinnert.

Das Epithel des centralen Hohlraumes ist ein Pflasterepithel — das der Ausbuchtungen ein anscheinend mehrschichtiges Cylinderepithel, welches distal, unterhalb der letzten Ausbuchtungen, auch noch an einigen Stellen angetroffen wird, ohne dass jedoch eine Ausbuchtung zu beobachten wäre. Das leicht erweiterte Ende des centralen Hohlraumes besitzt ebenfalls dieses Epithel.

Nun frägt es sich, wie beim Hühnchen — handelt es sich hier um ein bronchipetales, oder um ein bronchifugales Wachstum, d. h. ist durch Wucherung des Bindegewebes das Epithel des centralen Hohlraumes streckenweise in diesen vorgetrieben worden unter Bildung von Septen, — oder aber ist das Epithel des centralen Hohlraumes streckenweise lateral in die Lungenwand eingewachsen unter Verdünnung derselben. Das Resultat beider Prozesse ist das gleiche, die Bildung dieser Ausbuchtungen

Ein Querschnitt (Fig. 12, Taf. XXXII) dicht unterhalb der Einmündungsstelle des Bronchus zeigt ein dickwandiges Säckchen, aus dichtem Bindegewebe. Aussen befindet sich ein Plattenepithel, in der Mitte ein fast kreisrunder Kanal, der bei Prüfung der Schnitte, sich als die direkte Fortsetzung des extrapulmonalen Bronchus erweist. Er ist mit Pflasterepithel ausgekleidet und von einer Lage cirkulär verlaufender Muskelfasern umgeben. An der einen Seite besitzt er eine Ausbuchtung, in welcher das Cylinderepithel hoch und scheinbar mehrschichtig, die Muskelschicht unterbrochen ist. Auf einem Querschnitt, mehr in der Mitte der Lunge (Fig. 13), erhält man, statt einer Ausbuchtung, deren vier, die alle das gleiche Aussehen haben, nur dass sie um vieles grösser und tiefer sind Der centrale Kanal ist mehr erweitert, und dementsprechend die Wand des Säckchens dünner. Die

Muskellage um den Kanal und in den die Ausbuchtung trennenden Septen ist ziemlich stark. In diesen befindet sich meist ein Blutgefäss; trotzdem ist das Bindegewebe hier eher lockerer wie am Fundus der Bläschen. Die Untersuchung lehrt, dass sich letztere in nichts unterscheiden von dem Distalende des centralen Hohlraumes. Eine starke Vergrösserung dieses Distalendes (Fig. 14) zeigt, dass in dessen Fundus das anscheinend mehrschichtige Cylinderepithel, genau wie bei den primären Lungenbläschen des Hühnchens (Beschr. Seite 596), ein typisches hohes Cylinderepithel ist; auch die dunkeln Keilzellen fehlen nicht. Das Bindegewebe ist am dichtesten am Fundus, lockerer am Halsteil, seine Zellen am Fundus mehr abgeplattet, also auch genau wie beim Hühnchen. Ein Vergleich von Figur 13 und 14 mit Figur 3, 4 und 8 zeigt dies auf das deutlichste: es ist kaum ein Unterschied von prinzipieller Bedeutung zwischen beiden zu finden.

Die folgenden Stadien von 5,0, 5,25 und 7,0 cm zeigen in jeder Beziehung eine fortschreitende Entwicklung der Lunge. Sie ist bedeutend grösser geworden. Der centrale Hohlraum (Lgsschn. Fig. 15, Querschn. Fig. 16, Taf. XXXII) hat sich sehr erweitert und damit ist eine allmähliche Verdünnung der Wand Hand in Hand gegangen, eine Erscheinung, die schon bei ein und derselben Lunge (Fig. 12 und 13) aufgefallen ist, nämlich dass der zentrale Hohlraum auf Kosten der Wand sich vergrössert. Die Ausbuchtungen, resp. die Septen, die am distalen Ende der Lunge eines 5 cm langen Embryo noch fehlten, haben sich immer mehr ausgebreitet, bis auch dieses solche aufweist: sie sind tiefer und weiter, die Septen zwischen ihnen schlanker geworden. In die am meisten ausgebildeten Ausbuchtungen springen kleinere Septen vor, resp. erstere haben sich sekundär auch ausgebuchtet und werden zu den Nischen, letztere zu den Krypten der ausgebildeten Lunge. Das Gesamtbild dieser noch embryonalen Lunge entspricht schon sehr dem der ausgewachsenen Reptilien: dünnwandiger, häutiger Sack, von dessen Wand grössere und kleinere Septen in den grossen ventralen Hohlraum vorspringen und ein System von Nischen und Krypten begrenzen.

Untersuchen wir nun genauer Schnitte durch eine, in ihrer Entwicklung vorgeschritteneAusbuchtung (Fig. 17, Taf. XXXII), um

durch Vergleich mit Fig. 14 zu erfahren, was sich eigentlich verändert hat. Dieser Vergleich ergibt, dass das Lumen der Ausbuchtung sehr weit und tief geworden; ist Hand in Hand, damit hat sich in derselben das Epithel sehr abgeflacht. Nur im Fundus hat es noch eine gewisse, wenn auch im Vergleich zu früher sehr geringe Höhe beibehalten und zeigt ein Pflasterepithel. Gegen die Höhe des Septums wird es immer niedriger und schliesslich zu einem dünnen Plattenepithel, im Gegensatz zum hohen Cylinderepithel der primitiven Ausbuchtung. Die Keilzellen sind spärlicher, das Bindegewebe viel lockerer geworden und in den Septen keineswegs reichlicher. Diese sind an ihren Enden kolbig erweitert in Folge der starken, in ihnen cirkulär verlaufenden Muskelmassen. Im Halsteil befindet sich fast immer ein Blutgefäss.

Aus all diesem geht deutlich das Bestreben der Epithelzellen hervor, sich unter Erweiterung des Lumens und Zusammendrängen des Bindegewebes in der Fläche auszudehnen. Diese Abplattung ist im centralen Hohlraum bis zum Plattenepithel vorgeschritten, in der untersuchten, vorgeschrittenen Ausbuchtung hingegen erst bis zum Pflasterepithel. Das ganz gleiche Bestreben haben wir beim primären Lungenbläschen des Hühnchens beobachtet. Beim Hühnchen hingegen nahm die Masse des Bindegewebes mit dem Wachstum der Lunge zu und damit konnten sich sowohl der centrale Hohlraum wie die primären Lungenbläschen relativ nur wenig in ihrem Querdurchmesser ausweiten; aus ihnen wurden enge, lange Kanäle, zwischen welchen starke Bindegewebsmassen, d. h dicke Septen, übrig blieben. Bei Anguis aber hält die Vermehrung der Masse des Bindewebes nicht Schritt mit dem Wachstum der Lunge — das Bindegewebe wird spärlich, locker, die Ausbuchtungen können sich daher nach allen Richtungen, auch in ihrem Querdurchmesser, stark ausdehnen und werden zu weiten Hohlräumen, die nur schmale Septen zwischen sich übrig lassen. Bei beiden ist nirgends in den Septen eine besondere Vermehrung und Anhäufung des Bindegewebes wahrzunehmen, eher das Gegenteil.

Aus den obigen Untersuchungen und Vergleich mit den entsprechenden Vorgängen beim Hühnchen geht hervor, mit gleicher Notwendigkeit wie bei letzteren, dass: 1. die Entwicklung der Lunge von Anguis sich ganz nach denselben Prinzipien ab-

spielt, wie beim Hühnchen, nämlich ausschliesslich durch den Prozess der Knospung. Bei beiden treibt der centrale Kanal, infolge starker lokaler Vermehrung seiner Epithelzellen, hohle Sprossen in das dicke Bindegewebe der Lungenwand. Daher müssen bei Anguis wie beim Hühnchen, die ersten Ausbuchtungen des centralen Kanales als primäre Lungenbläschen bezeichnet werden. Sie sind stets das primäre bei Bildung eines neuen Kanals.

Der beste Beweis, dass es sich bei Anguis tatsächlich um einen Knospungsprozess handelt, der sich in nichts von dem beim Hühnchen unterscheidet, liegt in den Befunden am Distalende einer jungen Lunge: hier befinden sich, unterhalb der letzten Ausbuchtungen (Fig. 11, Taf. XXXII), noch einige Stellen, wo eine deutliche Epithelverdickung wahrzunehmen ist: bei einigen hat die Einsenkung der Oberfläche schon begonnen, während die letzten diese noch vollständig entbehren — es handelt sich hier um die ersten Stadien von Knospenbildung.

2. Der grosse centrale Hohlraum ist die direkte Fortsetzung des extrapulmonalen Bronchus und, in Folge starker Erweiterung des intrapulmonalen Bronchus, der auf den ersten Stadien nur ein enges Rohr darstellt, entstanden. Somit entsprechen sich centraler Hohlraum bei Anguis und Mesobronchus beim Hühnchen. Die ersten Stadien der Lungenentwicklung von Anguis gleichen, nach Vorstehendem, denen von Hühnchen in auffallender Weise: bei beiden handelt es sich um ein dickwandiges, bindegewebiges Säckchen mit einem relativ engen, centralen, von Epithel ausgekleideten Hohlraum, der am Ende ein primäres Lungenbläschen, an den Seiten deren eine grössere Anzahl aufweist, die durch dicke Septen von einander getrennt sind. Je älter aber die Lungen von Anguis und Hühnchen werden und sich dem ausgebildeten Zustand nähern, je mehr verliert sich diese Aehnlichkeit. Im Gegensatz zur Lunge von Hühnchen sieht die von Anguis mehr und mehr wie ein weiter, dünnwandiger Sack aus, in dessen Lumen verschieden lange, dünne Septen vorspringen.

Wir sehen also, dass

3. bei der ausgebildeten Lunge von Anguis die Septenbildung eine vorgetäuschte ist.

Nun frägt es sich, wodurch diese Täuschung zustande kommt. Was ist der Grund des verschiedenen Entwicklungsverlaufes bei Hühnchen und Anguis?

Wir haben vorher konstatiert, dass beim Hühnchen die Vermehrung des Bindegewebes mindestens Schritt hält mit der Vergrösserung der Lunge — seine Masse also eher zunimmt. Bei Anguis hingegen nimmt diese mehr und mehr ab, und damit auch der Widerstand des Bindegewebes. Früher sagte ich nun beim Hühnchen (S. 602), dass es, bei weniger grossem Widerstand des Bindegewebes, den Zellen der primären Lungenbläschen möglich wäre, sich nicht nur in der Längsrichtung, sondern auch in circulärer Richtung der auswachsenden Kanäle stark auszudehnen, wodurch letztere statt zu engen Kanälen zu ganz weiten, mehr blasigen Räumen würden, die kaum noch an Kanäle erinnern. Das ist der Fall bei Anguis und somit einer der Hauptunterschiede von der Vogellunge.

Aber noch ein weiterer Unterschied ist vorhanden: beim Hühnchen ist die Zahl der Sprossen, welche der Mesobronchus treibt, eine relativ geringe; bei Anguis hingegen eine ausserordentlich grosse, daher bei ersterem die zwischen den Sprossen übrig bleibenden Wandteile breit, bei Anguis schmal und schlank. Auch der centrale Hohlraum bei Anguis dehnt sich immer mehr aus auf Kosten der Wand, so dass schliesslich, aus dem dickwandigen Säckchen, ein dünnwandiger Sack wird, von dem aus schlanke Leisten in das grosse Lumen vorspringen, welche nur die Resten dieser Wände sind. So können wir den vorgehends aufgestellten drei Sätzen noch folgende beifügen:

4. Der Unterschied von der Hühnerlunge, in der Weiterentwicklung der Lunge von Anguis, beruht a) auf der geringen Masse des Bindegewebes, b) auf der bedeutend grösseren Zahl der vom centralen Hohlraum abgehenden Knospen.

Einen gewissen Beweis für Satz 4a liefert uns der abdominale Luftsack der Vögel. Er ist ja weiter nichts, wie das Ende des Mesobronchus, der sich, sobald die ihn umgebenden Bindegewebslagen einen geringen Widerstand bietet, kollosal ausdehnt unter Verdünnung seiner Wand.

Die wichtigsten Ergebnisse meiner Untersuchungen bei Anguis sind also die Thatsache, dass es sich auch bei Anguis um:

1. den Prozess der Knospung handelt;
2. dass die Septenbildung eine vorgetäuschte und dass
3. die Masse des Bindegewebes ein so grosser Faktor im Verlauf der Entwicklung ist.

Die weiteren Untersuchungen bei Reptilien sollen zeigen,

ob die für Anguis gefundenen Gesetze allgemeine Geltung in dieser Tierklasse haben.

Gehyra oceanica.

Eine Beschreibung der ausgewachsenen Lunge dieser Geckoart fehlt noch, doch scheint sie, nach dem grössten, mir zur Verfügung stehenden Exemplar zu urteilen, grosse Aehnlichkeit mit Anguis zu haben, nur ist sie, der Körperform entsprechend, weniger lang, gedrungener, mit dichterem Maschenwerk und beide Lungen gleich gross.

Embryonale Lunge: Bei einem Embryo von 2.8 cm besteht die Lunge aus zwei symmetrischen, zu beiden Seiten des Magens gelegenen, gleich grossen Säckchen, in welche Medial, im oberen Drittel der Lunge, die mit Knorpelringen versehenen Bronchen eintreten. Bei Aufhellung sieht man ein feines Netzwerk von Gefässen. Hauptgefässe sind nicht unterscheidbar, da sie sich gleich in eine Anzahl kleinere Gefässe aufgelöst haben. Ein ziemlich weiter centraler Hohlraum (Fig. 18, Taf. XXXII) durchzieht das ganze Säckchen und ist mit regelmässigen Ausbuchtungen versehen, die am tiefsten proximal sind, distal immer mehr abnehmen und schliesslich ganz verschwinden. Das Ende des Hohlraums ist leicht erweitert und hat, ebenso wie alle Ausbuchtungen, hohes Cylinderepithel, während im Kanal selbst ein Pflasterepithel ist. Das Säckchen ist (Fig. 19, Taf. XXXII) sehr dickwandig, jedoch weniger dicht wie bei dem jüngsten Stadium von Anguis — man sieht zwischen den einzelnen Zellen noch Bindegewebsfasern. In den Septen findet sich ziemlich reichliche, circulär verlaufende Muskulatur. Fig. 20, Taf. XXXII ist eine starke Vergrösserung von zwei Ausbuchtungen des centralen Hohlraumes. Sie befinden sich am distalen Ende und sind deshalb wenig tief, das sie trennende Septum wenig hoch.

Vergleichen wir dieses Bild mit dem entsprechenden von Anguis (Fig. 14, Taf. XXXII), so sehen wir, dass der Unterschied lediglich in dem lockeren Bindegewebe, in den reichlicheren Muskelfasern und der grösseren Zahl der Keilzellen liegt, was wohl daher rührt, dass die ganze Lunge schon vorgeschrittener in ihrer Entwicklung ist, wie das jüngste Anguis stadium. Im übrigen entsprechen sich beide Lungen vollständig.

Ein etwas älteres Stadium von 3,2 cm zeigt (Fig. 22 und 21, Taf. XXXII), wie die Lunge sich in gleicher Weise, wie bei Anguis, sehr vergrössert hat und zu einem dünnwandigen Säckchen mit grossem centralem Hohlraum geworden ist. Die Ausbuchtungen haben sich sehr vertieft, ohne jedoch noch ihrerseits sekundäre Ausbuchtungen getrieben zu haben, und befinden sich nun auch am distalen Ende. Eine starke Vergrösserung einer solchen vorgeschrittenen Ausbuchtung (Fig. 23, Taf. XXXII) giebt ein gleiches Bild wie bei Anguis (Fig. 17, Taf. XXXII) und verweise ich auf die dortige Beschreibung. Hervorheben möchte ich noch, dass nur noch wenig Keilzellen vorhanden sind, hingegen eine sehr starke Muskulatur, deren Kerne eine täuschende Aehnlichkeit haben mit denen der Keilzellen. Sie ist stark abgegrenzt vom Bindegewebe und liegt meist dicht unter ihr ein Gefäss.

Die Lunge von Gehyra oceanica hat also, bis auf die äussere, dem Körperbau des Tieres entsprechende Form und die stärkere Entwicklung der Muskulatur, genau die gleiche Entwicklung wie bei Anguis, so dass auch hier die Lunge durch den Prozess der Sprossung gebildet wird und wir berechtigt sind, von primären Lungenbläschen zu sprechen, im selben Sinn wie beim Hühnchen. Das Resultat der Entwicklung ist ebenfalls das Gleiche: aus dem dickwandigen Säckchen ist ein dünnwandiger Sack geworden, von dessen Wand ins Innere dünne Septen vorspringen, welche nichts weiter sind, wie die übrig gebliebenen Wandteile zwischen den einzelnen Knospen des Hauptkanals. Die Septenbildung ist also auch hier eine vorgetäuschte und der Unterschied im Endresultat von dem beim Hühnchen liegt, wie bei Anguis, an der grossen Zahl der Knospen und an der Bindegewebsmasse, die im Anfang dicht, nachher dem weiteren Wachstum und der Ausdehnung der Lunge nicht mehr Schritt zu halten vermag, so dass eine starke Ausdehnung an Haupt- und Seitenkanälen möglich ist.

Im Folgenden werde ich nun nicht mehr von Ausbuchtungen, sondern gleich von primären Lungenbläschen sprechen.

Hatteria punctata.

Ausgewachsene Lunge: Dem Beispiel Milanis folgend, behandle ich die Hatteria-Lunge bei den Lacertiliern, da sie sich eng an diese anschliesst. Nach seiner Beschreibung geht die

Trachea unmittelbar mit zwei Bronchialöffnungen in die Lunge über, deren Aussenwand buckelartige Auftreibungen zeigt. Der von der Eintrittsstelle der Luftwege kopfwärts gerichtete Zipfel ist wohl entwickelt. Der weite, dünnhäutige Sack ist auch bis zu seinem hintersten Ende mit Nischen (Milanis Alveolen) und Crypten bedeckt. Es sind somit sehr primitive Verhältnisse, die fast ganz denen von Anguis entsprechen.

Embryonale Lunge: Da die drei untersuchten Lungen schon aus dem Embryo herauspräpariert waren, kann ich nur ihre Länge, nicht die des Embryo, angeben.

Die jüngsten Lungen von 0,3 cm, sind zwei symmetrisch zum Darm gelegene, distal spitz zulaufende, nahezu gleich grosse Säckchen. Sie liegen dicht neben einander, so dass es nicht zur Bildung eines eigentlichen Bronchus kommt, sondern die Trachea direkt in die Lunge, etwas unterhalb ihrer Spitze, übergeht. Bei durchfallendem Licht sieht man (Fig. 7, Taf. XXX), wie der intrapulmonale Bronchus in dem proximal gerichteten Zipfel des dicken, bindegewebigen Säckchens eine Knospe entsendet, dann die ganze Lunge durchzieht, unter Abgabe von Knospen, die nur am distalen Ende noch fehlen. Querschnitte geben gleiche Bilder wie bei Anguis (Fig. 24, Taf. XXXII). Bei der nächsten Lunge von 0,4 cm sind die primären Lungenbläschen, auch dasjenige des proximalen Zipfels, schon zu Nischen geworden und haben ihrerseits wieder Knospen, die zukünftigen Crypten, getrieben.

Das letzte Stadium von 0,55 cm hat fast das Aussehen einer ausgewachsenen Lunge: dünnwandiger Sack, mit schlanken, an ihren Enden kolbig erweiterten, mit Blutgefässen und Muskulatur versehenen Septen (Fig. 27, Taf. XXXII), welche Nischen und Crypten begrenzen.

Lacerta muralis und vivipara.

Ausgewachsene Lunge: Bronchen, nach Milanis Beschreibung, kurz; im Innern der Lunge, auf der Ventralseite, einige grössere Nischen, deren Zahl 14 bis 15 beträgt. Sie setzen sich in den vorderen, zugespitzten Teil der Lunge fort; die sie bildenden Septen stehen nahezu senkrecht zur Längsaxe der Lunge; zwischen und auf ihnen befinden sich kleinere Septen, welche die Nischen ihrerseits in Crypten einteilen.

Embryonale Lunge: Es wurden vier Embryonen, zwei von Lacerta muralis (2,0 und 3,5 cm), zwei von Lacerta vivipara (4,5 und 5,5 cm) untersucht, wobei sich zeigte, dass die Entwicklung ähnlich verläuft wie bei den bisher untersuchten Reptilien. Anfangs (2,0 cm) ist die Lunge ein dickwandiges Säckchen, in welches der Bronchus etwas unterhalb der ventral gelegenen Spitze, in die er die erste Knospe entsendet, eintritt und wenig erweitert bis zu ihrem distalen Ende vordringt (Fig. 28, Taf. XXXII). Unterhalb der ersten Knospe, also ventral, folgen die weiteren Knospen, die schon ziemlich weit in ihrer Entwicklung fortgeschritten sind, bis die dorsalen Knospen angelegt werden. Die Anlage der letzteren findet also zu einer Zeit statt, wo die dorsale Lungenwand schon ziemlich verdünnt ist, durch Ausdehnung des centralen Hohlraumes, während die ventralen Knospen in eine noch dicke Wand hineingewachsen sind, in die sie immer weiter vordringen (Stadium 3,5 cm) und schliesslich zu den grossen ventralen Nischen (Fig. 29, Taf. XXXII) werden, zwischen welchen, von der ursprünglichen Wand, nur noch lange dünne Septen übrig bleiben, wie wir sie in dieser Länge bisher noch nicht beobachtet haben. Es sind bei letzterem Stadium schon elf Nischen vorhanden, die distal immer kleiner werden, so dass die letzte noch ganz auf der Stufe eines primären Lungenbläschens steht, wodurch auf das deutlichste hervorgeht, dass sie thatsächlich durch Sprossung des centralen Hohlraumes entstanden sind. Die Nischen haben ihrerseits sekundäre Knospen (Fig. 31, Taf. XXXII) getrieben, die alle Entwicklungsgrade zeigen. Die Muskulatur ist stark und verläuft zirkulär um die Nischen (Fig. 30, Taf. XXXII).

Die zwei älteren Stadien (Lacerta vivipara) zeigen, dass sich die ganze Lunge unter Verdünnung ihrer Wand sehr vergrössert, die Muskulatur ausserordentlich verstärkt hat und die Nischen und Crypten sehr vertieft sind, so dass Schnitte (Fig. 32, Taf. XXXII) ein ziemlich wirres Bild von grossen und kleinen Lücken geben, je nach dem beide getroffen sind.

Infolge der starken Entwicklung der Muskulatur muss angenommen werden, dass die Septen auch etwas nach innen zu verlängert werden, ein Vorgang, der jedoch von wenig Bedeutung ist im Vergleich zum Hauptprozess, bei dem die Lungenwand

nach aussen getrieben wird, wobei gewisse Punkte dieser Ausweitung widerstehen, zurückbleiben und so zu den Septen werden.

Nach Vorgehendem hat die Lacerta-Lunge eine etwas höhere Entwicklung erreicht wie die von Anguis, Gehyra und Hatteria, denn die ventrale Hälfte des centralen Hohlraums hat sich hier in seiner Gesamtheit relativ wenig ausdehnen können durch die sehr frühe Anlage der primären Lungenbläschen. Diese hinwieder haben sich dementsprechend um so mehr und tiefer entwickelt, ein System sehr langer Septen, die Wandreste, zwischen sich stehen lassend, wodurch die Lunge schon ein ziemlich schwammiges Aussehen erlangt hat.

Bei den nachfolgenden Untersuchungen an Schildkröten und Crocodiliern wird sich zeigen, dass bei diesen, auf dem gleichen Wege, ein noch grösserer Fortschritt erlangt wird. Der centrale Hohlraum dehnt sich nun in seiner Gesamtheit nur wenig aus und bleibt auf der Stufe eines schmalen Kanales; die Septen werden dementsprechend von ausserordentlicher Länge.

Schildkröten.

Emys lutaria.

Ausgewachsene Lunge: Der Bronchus tritt im Beginn des zweiten Längenfünftels medial in die Lunge ein: „Jeder Bronchus ist, nach Stannius (43), in den Hohlraum seiner Lunge fortgesetzt und erstreckt sich gewöhnlich bis zur Endtasche derselben; diese innerhalb der Lunge fortgesetzte Strecke des Bronchus ist durch Knorpel gestützt. . . . sie ist von zahlreichen, unregelmässig gestellten Ostia durchbrochen, die von knorpeligen Säumen begrenzt und Eingänge in einzelne, durch Septen von einander geschiedene, weite Taschen der Lunge sind. An ihren Innenwänden springen weitere Maschen vor, welche engere zellenähnliche Maschen umgrenzen."

Aehnlich schreiben Owen und Schulze. Nach Wiedersheim (45) hingegen „senkt sich der Bronchus in das Lungeninnere hinein und lässt sich unter beharrlicher Abgabe von Seitenbronchen und unter Beibehaltung seines Knorpelgerüstes durch das ganze Organ hindurch bis zu seinem Hinter-

rande verfolgen.“ „So ist also aus der sehr einfachen Amphibien- und Lacertielier-Lunge ein sehr kompliziertes, aus einem Röhrensystem bestehendes Organ geworden.“ „Die einzelnen Röhren führen in ebenso viele, durch Septen von einander abgekammerte Säcke oder Räume der Lunge.“ „Daraus ergibt sich ein maschiges, wabiges Gefüge, und indem von der Innenwand eines jeden Hohlraumes wieder sec. und tert. Maschen vorspringen, erhält das Ganze ein geradezu spongiöses Aussehen.“

Nach Milani (29) hingegen, endet der Bronchus, der nach Eintritt in die Lungen erst ein Stück weit in gerader Richtung gegen die Dorsalwand verläuft, um dann mit einem Bogen nach hinten sich zu wenden, „etwa mit Beginn des vierten Fünftels.“ „In unmittelbarer Verbindung mit ihm steht die Endkammer in die er endigt, ausläuft, und die zwei Fünftel der Lunge umfasst.“ „Der Bronchus ist von sechs grossen, ovalen Oeffnungen durchbrochen. Diese liegen zu je dreien auf der lateralen und auf der medialen Seite in gleichen Abständen, hintereinander. Sie sind regelmässig angeordnet derart, dass einer Oeffnung der einen Seite ein Stück geschlossenen Rohres auf der anderen Seite entspringt. Durch diese Oeffnungen gelangt man in verschiedene von den Kammern, in die der Lungenhohlraum zerfällt.“

„Das Lumen der Lunge wird von einer Anzahl von Scheidewänden durchzogen; davon laufen drei mit der Längsaxe des Organs parallel = Langswände, während die übrigen dazu mehr oder weniger senkrecht stehen = Querwände.“

Wie schon in der Einleitung erwähnt, macht Milani die Erklärung der Entstehung der Längswände, nach seiner Theorie der Septenbildung, die grössten Schwierigkeiten. Ich gebe seine Erklärung wörtlich wieder (29, S. 126 und f.),

„Bevor ich zeige, wie aus einer Lacertilier-Lunge wirklich eine Emys-Lunge hat werden können, muss ich einer Eigentümlichkeit gewisser Lacertilier-Lungen gedenken; es kommt bei diesen, da wo Septen vorhanden sind, zuweilen vor, dass zwischen zwei in Cranio caudaler Richtung benachbarten Septen eine Wand auftritt, die parallel zur Mittelebene der Lunge läuft, so dass die Nische, die durch die beiden Septen gebildet wird, in zwei Abteilungen getrennt wird. Treten solche Wände zwischen allen Septen einer und derselben Seite auf, so entstehen dadurch aus einer Reihe von Nischen deren zwei, die neben einander liegen.

Nehmen wir an, auch in der Lunge, aus der sich die Emys-Lunge entwickelt haben soll, seien derartige Wände aufgetreten, und zwar zwischen je zwei Septen der medialen Seite, dagegen auf der lateralen Seite nicht, so wäre auf der lateralen Seite eine Nischenreihe gebildet worden und auf der medialen Seite deren zwei, die in der dorsoventralen Richtung über einander liegen.

Nun haben wir bei den Lacertalungen konstatiert, dass mit fortschreitender Complication der Lunge, d. h. mit der Vergrösserung der Septen, in der Regel eine Entfaltung des Alveolenbezuges eintritt. Wenden wir diese Erfahrung auf den vorliegenden Fall an, so können wir uns ohne Schwierigkeit (!) erklären, wie zwischen den (zu Querwänden gewordenen) Septen Wandstücke entstehen konnten, die parallel der Längsaxe der Lunge verlaufen, meine Längswände, und wie damit aus den zu Säcken gewordenen Nischen die lateralen, ventralen und dorsalen Kammern gebildet werden konnten, d. h. wie im Anschluss an die Bronchusöffnung ein in der Lunge von vorne nach hinten verlaufender, enger, centraler Kanal zu Stande kommen konnte, in dessen Wand sich Oeffnungen befanden, die in die zu Kammern gewordenen Säcke hineinführen.

In ganz ähnlicher Weise waren ja auch in der Varanus-Lunge durch Vergrösserung der Septen und Fortbildung des Alveolenzuges die Nischen zu Säcken und Gängen und der Binnenraum der Lunge zu einem in der Verlängerung des Bronchus gelegenen Rohres reduziert werden.

Nun habe ich für die Lacertilier festgestellt, dass mit der Komplikation ihrer Lunge, d. h. mit der Entstehung und Vergrösserung und Vermehrung ihrer Septen und der Entfaltung des Alveolenbezuges, eine fortschreitende Entwicklung des Bronchus parallel gelaufen ist derart, dass bei den einfachsten Formen die Trachea bloss mit zwei Bronchialöffnungen in die Lunge übergeht, dass dann mit der ersten Komplikation der Lunge extrapulmonale Bronchen auftreten, zunächst kurze, die in dem Mass länger werden, wie die Lunge komplizierter wird, und dass sie sich endlich, bei den kompliziertesten Formen, in die Lunge hinein fortsetzen.

Sollte dieses Gesetz, im Besonderen soweit es die Fortsetzung des Bronchus in die Lunge betrifft, auch bei der Entwicklung der Chelonierlunge zur Geltung gekommen sein, wie wir es wohl erwarten dürfen, so muss sich auch der eben geschilderte Entwicklungsgang der Emys-Lunge damit in Uebereinstimmung bringen lassen. Und das ist nicht nur möglich, der geschilderte Entwicklungsgang wird vielmehr durch jenes Gesetz geradezu bedingt: wir können uns nämlich das Gebilde in der Emys-Lunge, das ich als intrapulmonalen Bronchus bezeichnet habe, kaum zu Stande gekommen denken, wenn wir nicht annehmen, dass zunächst der erwähnte centrale Kanal gebildet worden sei, in dessen Wand vom extrapulmonalen Bronchus her Knorpelstücke einrücken konnten. Für die Entstehungsweise wieder dürfte kaum eine andere Erklärung zu finden sein, als die, die ich vorhin gegeben habe.

Die kleineren Septen, die in den lateralen Kammern und in der Endkammer der Emys-Lunge auftreten sind naturgemäss ebenso aus Alveolenwände entstanden, wie ursprünglich auch die Septen aus denen die Querwände hervorgegangen sind.

Weiter schreibt er: „Eine Vervollkommnung müssen wir wohl so entstanden denken, dass durch die fortschreitende Entfaltung des Alvoelenbezuges die Oeffnungen des Bronchus noch weiter eingeengt werden, wodurch bei gleichzeitiger weiterer Knorpelbildung dessen Wand an Ausdehnung gewinnen muss."

Aus diesen Ausführungen geht hervor:

1. dass die Endkammer ein anderes Gebilde ist wie der Bronchus.

2. Dass die Querwände von der Wand stammende, aus bronchipetal wachsenden kleinen Septen hervorgegangene grosse Septen sind.

3. Dass jede Längswand aus einer Anzahl getrennt übereinander entstandener, sich gegen das Centrum zu verlängernde Septen gebildet wird. Die Längswände wachsen sich entgegen und engen, zusammen mit den Querwänden, schiesslich den centralen Hohlraum zu einem schmalen, mit Oeffnungen versehenen Kanal sekundär ein.

4. Dass dadurch, das Knorpel in diesem Kanal vom extrapulmonalen Bronchus her sich ausbildet, ersterer in die Lunge hinein verlängert wird, und soweit wie dieser reicht.

Also sind, und das ist hierbei das Wichtige, Längswände, Querwände und der enge centrale Kanal mit dem intrapulmonalen Bronchus nach Milani lauter sekundäre Bildungen, und das Wachstum des Septensystemes der Lunge erfolgt in bronchipetaler Richtung von der Peripherie nach der Lungenmitte zu.

Für die weiteren Ausführungen sei auf den Autor selbt verwiesen.

Im Folgenden wird untersucht, inwieweit die Entwicklungsgeschichte Milanis Hypothesen bestätigt.

Embryonale Lunge: Die Lungen der drei jüngsten untersuchten Stadien von 0,8—1,2 cm konnten wegen der Kleinheit und Brüchigkeit des ohnehin schwer zu handhabenden Objekts nicht herauspräpariert werden, so dass Uebersichtsbilder fehlen. Längsschnitte zeigen, dass es sieh um ein sehr dickwandiges Säckchen von nicht sehr dichtem Bindegewebe handelt. (Fig. 33 und 34, Taf. XXXII). Der extrapulmonale Bronchus tritt, mit hohem Cylinderepithel ausgekleidet, medial, etwas unterhalb der Spitze, in die Lunge ein, dringt in horizontaler Richtung

dorsalwärts vor und gibt, von seiner proximalen Wand, eine Sprosse lateralwärts ab, biegt dann caudalwärts um und geht in senkrechtem Verlauf bis an das distale Ende des Lungensäckchens, ein durchaus einheitliches Gebilde. Nachdem die erste Knospe, die zur ersten grossen Lateralkammer (L_1) wird, schon eine gewisse Grösse erreicht hat, gibt der intrapulmonale Bronchus, direkt unter dieser, lateral eine zweite Knospe, die Anlage von L_2 ab. Die Stadien waren nicht jung genug um sicher die Reihenfolge der Entstehung der Knospen festzustellen. Nach der Grösse zu urteilen scheinen nun, dicht bei L_1, zwei Knospen von der proximalen Wand des horizontalen Bronchus abzugehen, die zur ersten Ventral- und ersten Dorsalkammer (V_1 und D_1) werden (Fig. 34, Taf. XXXII). Alle drei (V_1 L_1 D_1) fand ich stets in direkter Kommunikation mit dem Bronchus, somit alle drei Knospen des letzteren, während nach Milani V_1 und D_1 nur mit L_1 in Verbindung stehen sollen. Es folgen nun, nach einander, L_3, dann V_2 und D_2, V_3 und D_3, V_4 und D_4, welche nun nicht mehr vom horizontalen, sondern vom längsverlaufenden Bronchus abgehen, und zwar jeweils von der Medialseite und zwar so dicht nebeneinander, dass es fast den Eindruck einer einzigen Oeffnung macht. Dieser Eindruck wird noch erhöht durch die zunehmende Verdünnung der trennenden Wand, besonders im Vergleich mit der lateral ganz für sich liegenden Oeffnung der Lateralkammern (Schema III der Taf. XXX); dies erklärt, dass Milani, der die Entwicklung und überhaupt die Entstehung der Kammern nicht kannte, und sich nach seiner Theorie der Septenbildung ein unzutreffendes Bild derselben machte, diese doppelten als einfache Oeffnungen betrachtete, und sechs statt elf Oeffnungen im Bronchus zählte. Die Abgangsstellen der Lateralkammern liegen mehr cranialwärts, als die der entsprechenden D- und V-Kammern, so dass den zwei Oeffnungen der einen Seite ein Wandstück der anderen entspricht.

Man kann auf das Schönste Anlage und Wachstum jeder einzelnen Knospe verfolgen — alle Stadien des Knospungsprozesses sind vorhanden von der einfachen Epithelverdickung an, so dass kein Zweifel möglich ist, dass es sich thatsächlich um diesen handelt —. Auf den nächsten Stadien von 1,3 und 1,6 cm ist die ganze Lunge grösser geworden — der intrapulmonale Bronchus hat sich etwas, sein Endteil hingegen sehr stark erweitert, wodurch

er zur Endkammer (E-K) geworden ist, die also nicht ein neues, an den intrapulmonalen Bronchus sich anschliessendes Gebilde ist, sondern dieser selbst in starker Erweiterung.

Die Lunge zeigt ein dichtes Netzwerk (Fig. 35, Taf. XXXII) von grösseren und kleineren Maschen, sowie buckelartige Auftreibungen ihrer Oberfläche — diese Auftreibungen entsprechen den nun kollossal erweiterten Kammern, die ihrerseits wieder Knospen getrieben haben, welche zu den Nischen (Fig. 36 und 37. Taf. XXXII) geworden sind, die ebenfalls Knospen aufweisen — den zukünftigen Crypten. Mit der Endkammer sind nun zwölf Kammern vorhanden (4 V, 4 D, 3 L, 1 E-K), von denen die zuerst angelegten, lateralen Kammern die grössten sind. Durch die kolossale Ausdehnung der Kammern sind die, zwischen ihnen übrig gebliebenen Teile der Lungenwände immer schmäler und dünner geworden und scheinen nun, als lange Septen, von der Wand her bronchipetalwärts in den Lungenhohlraum vorgewachsen zu sein. Sie werden zu den grossen Septen Milanis und zwar sind die Septen, welche die einzelnen Etagen in craniocaudaler Richtung trennen, Milanis Quer- die Septen zwischen den einzelnen Kammern jeder Etage Milanis Längswände, und da die Kammern der einzelnen Etagen in ihrer Lage miteinander korrespondieren so fallen auch die entsprechenden Längswände zusammen und bilden drei grosse, die Lunge in craniocaudaler Richtung durchziehende Scheidewände. Diese sind:

1 Dorsalwand, (zwischen dorsaler Bronchus- und dorsaler Lungenwand von Milani mit i bezeichnet) . . . D || L
1 Ventralwand (zwischen ventraler Bronchus- und ventraler Lungenwand von Milani mit h bezeichnet) . . . V || L
1 Medialwand (zwischen medialer Bronchus- und medialer Lungenwand von Milani mit k bezeichnet) . . . V || D

Querwände sind ebenfalls drei vorhanden zwischen Etage 1 und Etage 2 und Etage 3 und Endkammer

Und Oeffnungen sind 11 vorhanden und zwar:

getrennt: 2 laterale
3 ventrale } nahe an die Medialseite gerückt
3 dorsale }

Alle 3 dicht beieinander: { 1 ventrale, 1 laterale, 1 dorsale }

Aus Vorgehendem ergibt sich, dass die Succession der Bildungen in der Lunge die umgekehrte, wie die von Milani angenommene, ist. Nach ihm kommt erst nach Bildung der kleinsten Septen, die Bildung der grösseren zu Stande, und zu allerletzt wird sekundär der centrale Kanal durch bronchipetal fortschreitende Verlängerung der grössten Septen gebildet, während thatsächlich, wie embryonale Untersuchungen zeigen, der centrale Kanal das Primäre, zu allererst vorhandene ist und in seinem ganzen Verlauf inclusive Endkammer, ein einheitliches Gebilde ist. Primäre Bildungen sind ferner auch die grossen Septen, die zu allererst entstehen, während die kleinen Septen, welche durch die Crypten gebildet werden, in allerletzter Linie kommen. Die Schemata (Taf. XXX, Fig. 3 a, b, c, d) erläutern die Entwicklung der Emyslunge.

Es hat also, wie bei den Lacertiliern und wie beim Hühnchen, der Bronchus in das früher compacte Lungensäckchen durch Sprossung ein ganzes System von Kanälen getrieben, die sich allein durch ihre grosse Weite und ihre dünne Wand von denen beim Hühnchen unterscheiden. Wie bei letzterm haben wir einen Bronchus I. Ordnung = intrapulmonaler Bronchus, ferner Bronchi II. Ordnung = Kammern, Bronchi III. Ordnung = Nischen und schliesslich die Crypten, welche den Alveolen in der ausgewachsenen Hühnchenlunge entsprechen. Will man die Homologisierung weiter treiben, so lässt sich auch die terminale Erweiterung des Bronchus, die Endkammer, mit dem abdominalen Luftsack der Vögel vergleichen.

Die Emyslunge weist in ihrer ganzen Entwicklung einen Forschritt auf im Vergleich zu den Lacertiliern. Sie nähert sich dadurch schon sehr den Vögeln, dass die Zahl der vom intrapulmonalen Bronchus abgehenden Knospen sehr vermindert ist; sie unterscheiden sich noch von ihnen durch die bedeutende Weite sowohl des centralen Kanales wie auch aller übrigen Räume (Kammern, Nischen, Crypten). Bei den Crocodiliern findet eine noch grössere Annäherung an die Vögel statt, indem zu

der geringen Zahl der Knospen auch noch die geringe Weite der einzelnen Räume kommt.

Crocodilier.

Crocodilus bip.

Ausgewachsene Lunge: Nach Milani (29) stellen sich die Crocodilierlungen als zwei annähernd gleich grosse, eiförmige Säcke dar, die äusserlich grössere und kleinere buckelartige Auftreibungen erkennen lassen. Ihr vorderer Abschnitt läuft in einen mässig langen, stumpf-spitzigen Zipfel aus. Die Eintrittsstelle des Bronchus hat eine noch weitere distale Verschiebung erfahren, wie bei den Lacertiliern und Schildkröten. „Jeder Bronchus setzt sich eine Strecke weit in das Innere seiner Lunge hinein fort, dabei stellt er sich als ein Rohr von rundlichem Umfang dar . . . Seine Wand ist von einer grösseren Zahl von Oeffnungen durchbohrt . . . durch welche man in Gänge gelangt, die, die Lunge durchziehend, sich gegen deren Wand hin begeben. An den intrapulmonalen Bronchus schliesst sich nach hinten ein Rohr an . . . . das zunächst in der Verlängerung des Bronchus verläuft," dann zwei Bogen bildet . . . . „und im hintersten Abschnitt der Lunge als sackartiger Gang endet."

Die Wand des Rohres enthält keine Knorpelstücke und ist von zahlreichen grossen und kleinen Oeffnungen durchbohrt, welche ebenfalls in mehr oder weniger lange Gänge führen. Von diesen gehen Gänge II. Ordnung, dann III. Ordnung u. s. w. ab. In den Wandungen der drei vordersten, vom Bronchus abgehenden Gänge setzen sich von diesem aus Knorpelstücke in sie fort.

Milani erklärte die Komplizierung der Crocodilierlunge genau wie bei den Cheloniern, durch Verlängerung der von den Lungenwänden aus in den centralen Hohlraum vorwachsenden Längs- und Quersepten. Ferner schreibt er:

„Nehmen wir an, dass mit dem Wachstum dieser Septe die Entfaltung des Alveolenbezuges gleichen Schritt gehalten habe, so mussten naturgemäss die von den Septen gebildeten Nischen zu Gängen eingeengt werden .... und konnten gleichzeitig die (dem Lungeninnern zugewandten) Oeffnungen der Gänge stark eingeengt werden, so dass zwischen den Gängen

ein enger centraler Kanal entstehen musste der, vorne an der Eintrittsstelle des Bronchus beginnend, die Lunge von vorne nach hinten durchzog und in dem sich Oeffnungen befanden, die in die verschiedenen Gänge hineinführen."

Aus diesen Ausführungen geht hervor, dass für Milani, zu der schwierigen Erklärung der Entstehung von Längswänden und intrapulmonalen Bronchus bei den Cheloniern, die weitere Schwierigkeit bei den Crocodiliern hinzukommt, die Erklärung zu finden für die „Einengung" der Nischen zu Gängen, und die Enstehung des, an den intrapulmonalen Bronchus sich anschliessenden „Rohres." Der einzige Grund warum er den einen Teil, den proximalen des Hauptkanals als Bronchus bezeichnet, und den andern, im direkten Gegensatz dazu, als „Rohr", scheint in dem Vorhandensein oder Fehlen von Knorpelstücken zu liegen. So schreibt er, (29, Seite 586) bei den Lacertiliern: „Durch noch weiter gesteigerte Fortbildung der Septen und ihres Alveolenbezuges wird der Lungenhohlraum auf einen in der Verlängerung des Bronchus liegenden Gang reduziert, der sich durch den Mangel an Knorpel als etwas vom Bronchus wesentlich verschiedenes erweist." Daraus eine verschiedene Genese der zwei Kanalteile, von denen der eine eine primäre Bildung, durch direktes Einwachsen des Bronchus wäre, der andere eine sekundäre, durch Einengung des Lungenhohlraumes, scheint ziemlich willkürlich, eine andere Erklärung liess sich aber schwer finden, wenn der Prozess der Septenbildung, wie dies von Milani geschehen, zur Grundlage der Entwicklung des intrapulmonalen Kanalsystems gemacht wird.

Embryonale Lunge: Aus den Untersuchungen von zwei Exemplaren von Crocodilus, wovon das eine, Crocodilus biporcat. von 6 cm, in Querschnitte zerlegt wurde, das zweite, von 10,3 cm, wahrscheinlich Crocodilus madagascarensis, niloticus, in Quer- und Längsschnitte, ergibt sich, ohne allen Zweifel, dass, ganz wie bei Cheloniern, die Entwicklung und Komplizierung der Lunge genau den umgekehrten Weg einschlägt, wie Milani annimmt.

Eine Querschnittserie durch die Lunge des 6 cm langen Embryo zeigt, wie der entrapulmonale Bronchus als enges Rohr, an der medialen Seite, ungefähr in der Mitte der Lungenlänge, in das sehr dicke bindegewebige Säckchen ein, und bis an sein

distales Ende vordringt. Dieses von Pflasterepithel ausgekleidete Rohr giebt, durch Sprossenbildung, eine Anzahl Knospen ab, von denen auf (Fig. 38, Taf. XXXIII) drei zu suchen sind, eine dorsale, eine ventrale und eine laterale. Die punktierte Linie gibt die ungefähre Grenze des intrapulmonalen Bronchus an der Stelle der drei abgehenden Knospen an. Zwei dieser Knospen haben ihrerseits wieder je zwei sekundäre Knospen getrieben. Das Bindegewebe, nach aussen von einer Lage Plattenepithel begrenzt, ist am dichtesten um das Kanalsystem herum und nimmt dann gegen die Peripherie immer mehr an Dichte ab. Muskulatur fehlt noch ganz.

Auf dem nächsten Stadium von 10,3 cm ist die Lunge schon ziemlich hoch entwickelt. Der intrapulmonale Bronchus, ein durchaus einheitliches Gebilde, reicht bis an das distale Ende des Lungensackes, wo er ziemlich erweitert ist. (Fig. 39, Taf. XXXII.) Die auf dem früheren Stadium beobachteten primären Lungenbläschen haben sich unter Austreibung der Lungenwände sehr verlängert und an ihrem Ende erweitert, während hingegen ihr Anfangsteil eng geblieben ist, dadurch den Eindruck eines Kanals hervorrufend, — dies um so mehr, als die Wandteile, welche die einzelnen Kanäle trennen, relativ dick geblieben sind (Fig. 40, Taf. XXXII.) Diese Kanäle mit ihrem erweiterten Ende sind die Bronchi zweiter Ordnung und entsprechen den Kammern der Schildkröten; sie sind schon mit Plattenepithel ausgekleidet und haben ihrerseits wieder Sprossen getrieben, die Bronchi dritter Ordnung, welche sich zu weiten Nischen entwickelt haben und teilweise noch Sprossungsepithel aufweisen. In den Septen hat sich eine starke Muskulatur entwickelt (Fig. 41, Taf. XXXIII). Von den Haupt-Muskelzügen trennen sich, in der Nähe der Nischen und Crypten, jeweils kleinere Züge, welche sie sphinkterartig umgeben, ab.

Die Untersuchung dieser zwei Stadien genügte, um zu zeigen, dass die Crocodilierlungen sich ganz so entwickeln, wie die von Emys. Auch hier ist das, die ganze Lunge durchziehende, und an seinem Ende zur Endkammer erweiterte Rohr ein einheitliches Gebilde, der intrapulmonale Bronchus, die direkte Verlängerung des extrapulmonalen Bronchus. Die Längs- und Querwände sind die zwischen den Kanälen übrig gebliebenen Wandteile, also primäre Bildungen, nicht sekundäre, wie Milani

annimmt. Und schliesslich ist Milani's „Einengung der Nischen zu Gängen" durchaus keine „Einengung", sondern ein Zurückbleiben in der Ausdehnung, ein Verharren auf der ursprünglichen Enge, in Folge starker Vermehrung des Bindegewebes, welche Schritt hält mit der allgemeinen Vergrösserung der Lunge und dadurch einer Erweiterung des Kanalsystems widerstehen kann.

Das Ergebniss eben besprochener Untersuchungen über die Entwicklung der Reptilienlungen ist ein durchaus anderes, als das erwartete, indem sich zeigte, dass der Prozess der Septenbildung nirgends vorkommt. Ferner sind leichte Erklärungen erhalten worden für manche bisher schwer oder falsch verstandene Thatsachen, so für die Bildung der Längswände bei Schildkröten und Crocodiliern, dem allmählichen „Engerwerden" der Kanäle, für die Bildung des intrapulmonalen Bronchus u. s. w.

Eines sei noch bemerkt, dass sich auch bei den Reptilien Luftsäcke finden, so bei den Chamäleoniden, den Varaniden etc. Sie erinnern insofern an die der Vögel, als es ebenfalls sehr dünnwandige, innen und aussen glatte Säcke sind. Milani schreibt von letzteren: „Ihrer Entstehung nach sind derartige Ausstülpungen ohne Zweifel zurückzuführen auf die in den komplizierteren Lacertilierlungen auftretenden Nischen und Taschen, wovon mehrere über die Oberfläche der Lunge hinausgewachsen sind, erst wohl nur kürzere Anhänge, schliesslich lange Zipfel bildend. Die Möglichkeit, solche Fortsätze zu entwickeln, muss nach den voranstehenden Betrachtungen, als bei allen komplizierteren Lacertilienlungen vorhanden, zugegeben werden." Diese Erscheinung entspricht der bei Vögeln, wo die kaum abzuweisende Vermuthung ausgesprochen wurde (Parag VI), dass jeder Bronchus, einerlei welcher Ordnung, sich an seinem Ende zu einem Luftsack entwickeln kann.

Zusammenfassung der Befunde bei Reptilien.

I. Die Lunge der Reptilien entwickelt sich genau so wie die des Hühnchens:

a) durch allgemeine Vergrösserung der Lunge, infolge Vermehrung ihrer Gewebe,

b) durch typische Sprossenbildung des intrapulmonalen Bronchus (centralen Hohlraums) in dem dicken, bindegewebigen Säckchen, wodurch ein bronchifugales Kanalsystem entsteht, dessen einzelne Kanäle aber durch ihre bedeutende Weite das Aussehen solcher mehr oder weniger verlieren.

II. Der die ganze Lunge, von der Mündung des extrapulmonalen Bronchus an, durchziehende centrale Hohlraum ist die direkte Fortsetzung des ersteren und ein durchaus einheitliches Gebilde = intrapulmonalen Bronchus. Anfangs stets ein enges Rohr, dem extrapulmonalen Bronchus entsprechend, weitet es sich sekundär mehr oder weniger aus, so dass er bei den niederen Reptilien zum grossen centralen Luftraum wird, bei den höheren sich auf der Stufe eines engen Kanals erhält, der sich nur an seinem distalen Ende stärker erweitert und so zur Endkammer wird.

III. Der bei den niederen Reptilien im Laufe der Entwicklung sich immer mehr verstärkende Unterschied von der Vogellunge hat als Ursache:

a) die geringere Masse des Bindegewebes bei den Reptilien, welche in ihrer Vermehrung nicht Schritt zu halten vermag mit der Vergrösserung der Lunge, wodurch die Kanäle, die einen immer geringeren Widerstand finden, sich ausserordentlich ausdehnen.

b) die grosse Zahl der Bronchi zweiter Ordnung, die vom intrapulmonalen Bronchus abgehen und allmählich nur ganz schmale Wandteile zwischen sich übrig lassen, wodurch, am Ende der Entwicklung, eine Septenbildung vorgetäuscht wird.

IV. Wie bei Vögeln kann man Bronchen erster, zweiter, dritter Ordnung unterscheiden, wobei die als Crypten bezeichneten letzten Endigungen den Alveolen bei Vögeln entsprechen.

V. Auch bei Reptilien finden sich alle Uebergänge vom hohen Cylinderepithel zum Plattenepithel, welches sich kontinuierlich aus ersterem entwickelt.

VI. Wie bei Vögeln besitzt wohl jeder Bronchus die Fähigkeit, durch starke Erweiterung seines Endes zu einem Luftsack zu werden.

VII. Bei den höheren Reptilien findet eine immer grössere Annäherung an die Vogellunge statt:

a) durch zunehmende Vermehrung der Masse des Bindegewebes,

b) durch Reduktion der Zahl der Sprossen, die immer mehr das Aussehen von Kanälen erhalten. Hierin stehen die Crocodilier den Vögeln näher wie die Schildkröten.

Zur Vervollständigung vorliegender Untersuchungen wurde noch die Entwicklung einiger Amphibienlungen verfolgt, da die Vermuthung nahe lag, dass hier, ebenso wie bei den Lungen niederer Reptilien, denen sie ja im ausgewachsenen Zustande sehr gleichen, der Knospungsprozess vorliegt.

Amphibien.

Ausgewachsene Lunge: Die Lungen sind ausserordentlich einfach und zeigen einen ziemlich einheitlichen Bau: es sind länglichrunde, dünnwandige Säckchen, meist mit einem Netzwerk grösserer und kleinerer Maschen versehen, in denen nach Hoffmann (22) und Küttner (26) die Gefässe verlaufen und die mit einer mehr oder weniger starken Muskulatur versehen sind, welche die Enden der Septen kolbig auftreiben. In den Maschen befindet sich nach Hoffmann (22), Gaup (18) und anderen ein respiratarisches Epithel, während auf den Scheiteln der Septen ein niedriges, bewimpertes Cylinderepithel sitzt. Reichliche Pigmentzellen geben der Lunge ein mehr oder weniger schwärzliches Aussehen.

Nach Schulze (42) sind alle respiratorischen Capillaren den Alveolenwänden nur mit einer Seite angewachsen; sie würden also mit ihrem grösseren Umfang frei in den Luftraum der Alveolen vorspringen, wenn sie nicht noch von einem kontinuierlichen Plattenepithel vollständig zugedeckt wären. Die grossen, polygonalen Zellen dieses Alveolenepithels stossen mit ihren Seitenwänden genau aneinander, überlagern mit dünnen, hellen, plattenartigen Ausbreitungen die, dem Luftraum zugekehrte Seite der Capillare und schicken zapfenartige, gewöhnlich den Zellkern mit etwas umliegendem, körnigem Protoplasma

versehene Fortsätze in die capillaren Maschen, und zwar so weit hinab, dass sie das Bindegewebs-Stroma der Alveole wieder erreichen und so die Lücken der Capillaren nahezu vollständig ausfüllen.

Diese zapfenartigen Fortsätze mit Kern und Protoplasma heften sich gewöhnlich an den Ecken der einzelnen Epithelzellen, so dass mehrere Zapfen zusammenliegen, doch tragen auch manche die Fortsätze in der Mitte. Gleiche Verhältnisse fand auch Oppel (34) bei Proteus Anguineus und Plehn (35) ähnliche in den respiratorischen Fältchen der Fischkieme.

Am einfachsten ist die Lunge bei Triton, wo sie bloss ein aussen und innen glattwandiger, dünnhäutiger Sack ist, der grosse Aehnlichkeit mit den Schwimmblasen der Fische hat. Nach Eberth (11) verläuft an seiner medialen Seite ein breiter Streifen von Flimmerepithel, während die ganze übrige Lunge von Plattenepithel ausgekleidet ist.

Bei Siren und Salamander sind netzförmige Maschen vorhanden.

Diese finden wir auch bei den Batrachiern, jedoch in höherer Entwicklung, da diese Maschen nach Küttner, Hoffmann und Schultze und neuerdings Gaupp durch kleinere Septen wieder in kleinere Maschen eingeteilt sind, so dass man Räume erster, zweiter und dritter Ordnung unterscheiden kann. Bei den meisten Salamandrinen und Batrachiern ist die Lunge aussen nicht glatt (auch nicht beim Frosch, wie Miller angibt [30]), sondern wie Ecker (12) sagt: „Repetieren sie, von aussen, die ins Lumen eingreifenden Balkchen in Form eines zierlichen Reliefs."

Embryonale Lunge: Von ihrer Entwicklung ist wenig bekannt.

Remak (38) gibt an, dass die Lunge sich bei den Batrachiern sehr früh anlegt, zur Zeit der Entstehung der Kiemenbogen. „Sie besteht aus zwei zapfenförmigen Anhängen der Speiseröhre, die unter spitzem Winkel von der Bauchfläche derselben abgehen. Diese Anhänge sind anfangs durchaus solid und sehr schmal, später, wenn der Darm bereits Krümmungen zu machen beginnt, erscheinen sie plötzlich weit dicker, und man unterscheidet an ihnen eine dünn umhüllende Membran, als Fortsetzung der Faserschicht des Darmblattes, und einen aus körnigen, einander begrenzenden Zellen bestehenden Axenteil als

Fortsetzung des Darmdrüsenblattes. Wenn die inneren Kiemen den höchsten Grad ihrer Ausbildung erfahren haben, zeigt sich in den Anlagen der Lunge ein in die Speiseröhre mündender Kanal, wie es scheint durch Auseinanderweichen der Drüsenblattzellen. Alsbald sieht man in jedem noch gefässlosen Lungensäckchen eine sie ganz erfüllende Luftblase. Die fernere Entwicklung der Lungen der Froschlarven besteht darin, dass die Drüsenblattzellen sich in das Epithel umwandeln, während in der Faserschicht Blutgefässe und netzförmig verbundene muskulöse Leisten sich bilden, welche die Lungenbläschen begrenzen."

Goette (19), in seiner ausführlichen Arbeit über die Unke, bemerkt nur: „Die embryonale Lunge entwickelt sich zu einem, am hinteren Ende blind geschlossenen Hohlcylinder . ... Wie dieser dickwandige, von einem sehr engen Kanal durchzogene Lungen-Cylinder sich in die weiten, dünnwandigen Luftsäcke des athmenden Thieres verwandelt, mögen speziellere Untersuchungen darthun; ich begnüge mich hier mit der Bemerkung, dass das Darmblatt wohl ziemlich zweifellos nur die innere Epithelauskleidung der Lunge liefert, alle übrigen Gewebe aber vom visceralen Blatt abstammen."

Salamandra maculosa.

Embryonale Lunge: Eine ganze Serie von Larven, von 2,5 cm an bis zu 6 cm, welche die Kiemen schon fast ganz verloren hatte, wurde untersucht.

Bei einer Larve von 2,5 cm Länge bestehen die Lungen aus zwei kleinen, cylindrischen Säckchen, die zu beiden Seiten des Darmes liegen. Ihr proximaler Teil ist noch von gleicher Weite wie der distale, später bleibt er in der Ausdehnung zurück gegen den letzteren und sieht dann aus wie ein enges Rohr, an dem die Lunge hängt. Äusserlich und innerlich sind die Säckchen glatt; in der Wand verlaufen zwei Gefässe, ein dorsales und ein ventrales, von welchem nach beiden Seiten gleichzeitig, nicht alternierend, Seitenzweige abgehen, die sich entgegenwachsen, ohne sich noch zu erreichen. Auf Durchsichtspräparaten erkennt man sie hauptsächlich an den reichlichen Pigmentzellen, die ihren Verlauf kennzeichnen. Längs- und Querschnitte entsprechen sich fast ganz und zeigen, wie auf Fig. 42, Taf. XXXIII, ersichtlich, ein dickwandiges Säckchen von einem centralen, relativ schmalen

einheitlichen Raum durchzogen. Die Lungenwand besteht aus sehr lockerem Bindegewebe mit relativ spärlichen Zellen und grossen Kernen. Das peritoneale, wie das Lungenepithel, bestehen beide aus durchaus platten Zellen, die ein so dünnes Häutchen bilden, dass es sich nur schwer vom Bindegewebe unterscheiden lässt. Zwischen den Kernen sieht man ziemlich reichliche, lappige Pigmentmassen eingestreut. Blutgefässe liegen in der Masse verteilt, und wird ihre Wand, je nach Grösse, von zwei und mehr, zu einem Kanal vereinten Zellen gebildet, deren Kerne gegen das Lumen abgeplattet (Fig. 42, Taf. XXXIII) sind.

Auf den drei folgenden Stadien von 3,0—3,5 und 4 cm wird das Säckchen immer grösser, nur der proximale Teil bleibt relativ zurück in der Erweiterung und kennzeichnet sich dann bald durch seine mehr röhrige Form, im Gegensatz zu dem sich immer mehr erweiternden Säckchen, als extrapulmonalen Bronchus. Ersteres zeigt ein äusserlich immer stärker werdendes Relief in Form von halbkugeligen Ausbuchtungen, die dem Säckchen das Aussehen einer Perlschnur geben, bei der die einzelnen Perlen meistens einreihig hintereinander angeordnet sind; nur selten befinden sich zwei Perlen auf gleicher Höhe. Die Hauptgefässe und ihre Seitenzweige verstärken und verlängern sich, bis sie direkt miteinander anastomosieren, wodurch jeweils Gefässringe entstehen, in welche die zwei Hauptgefässe eingeschaltet sind. Diese Gefässringe befinden sieh stets zwischen zwei Perlen, also an den eingeschnürten Stellen der Lunge. Sie geben ihrerseits wieder feinere Zweige ab, die sich auf den Perlen selbst verteilen, so dass ein ganzes System von feinen Gefässen die Lungenwand umspinnt.

Wie auf dem Längsschnitt ersichtlich (Fig. 43, Taf. XXXIII), hat sich auf Kosten der immer dünner werdenden Wand ein grosser centraler Hohlraum entwickelt, der nur an seinem Distalende schmal ist. In diesen Hohlraum ragen eine Anzahl, anfangs noch kleiner, dann immer grösser werdender Septen, die den äusseren Einschnürungen der Lunge entsprechen; zwischen ihnen ist die Wand ausgebuchtet, in ihnen verlaufen die Seitengefässe und entwickelt sich allmählich eine ziemlich starke, circulär verlaufende Muskulatur.

Querschnitte durch das distale Ende zeigen bei allen drei Stadien noch ein ganz primitives Verhalten und geben

Bilder, die solchen von jüngeren Stadium (Fig. 42, Taf. XXXIII) in jeder Beziehung entsprechen. Nur die Blutgefässe haben nach Zahl und Grösse zugenommen. Die ganze übrige Lunge hingegen hat sich schon ziemlich hoch entwickelt (Fig. 44, Taf. XXXIII), was dem stets in craniocaudaler Richtung fortschreitenden Wachstum aller Lungen entspricht. Die Wand ist ausserordentlich dünn, so dünn geworden, dass die zwei Hauptgefässe, die distal und auf den früheren Stadien noch in der Gewebsmasse lagen, nun aus dieser hervorgetreten und schon äusserlich als längsverlaufende Wülste erkennbar sind. Die Gewebsmasse besteht aus zwei Lagen einschichtigem Plattenepithel zwischen welchen sich ganz wenig Bindegewebe und etwas Muskulatur befindet, letztere hauptsächlich in den Septen. Die Fasern der glatten Muskelzellen verlaufen circulär; ihre Kerne haben teils mehr rundliche Gestalt, teils haben sie sich schon ausserordentlich gestreckt und sehen aus wie lange, schmale Stäbchen, eine eigentümliche Form, die ich sonst nirgends bei Reptilien beobachtete. Eine Erwähnung ähnlicher Muskelzellen, in der Cutis von Salamanderlarven, findet sich bei Fischer (15), und Professor Maurer (27) fand ebenfalls in der Haut von Anuren solche: „hohe Cylinder, ja stäbchenförmige Zellen". Die kleineren Gefässe und Capillaren sind nun ebenfalls, wie die grossen Gefässe, durch die Verdünnung der Lungenwand aus der Gewebsmasse an die Oberfläche gelangt und springen teilweise in das Lumen der Lunge vor, nur durch dünne Ausläufer der Epithelzellen vom Lumen getrennt.

In den folgenden Stadien, von 5,5 und 6 cm, ist die Lunge schon ziemlich vollständig ausgebildet. Wie ein Längsschnitt zeigt (Fig. 45, Taf. XXXIII) haben sich die Ausbuchtungen und damit auch die ins Innere vorspringenden Septen sehr vergrössert, so dass das perlenartige Aussehen der Lunge noch ausgesprochener und der Unterschied mit dem glatten, röhrenartigen Anfangsteil = extrapulmanaler Bronchus, noch auffälliger ist. Das distale Ende hat (Fig. 46, Taf. XXXIII) fast die Entwicklungsstufe erreicht, wie sie in der Mitte der Lunge des 4 cm langen Embryo gefunden wurde. Proximal und in der Mitte hingegen liegen fast ausgebildete Verhältnisse vor: eine in den Septen schon recht starke Muskulatur, wie auf dem Querschnitt (Fig. 47, Taf. XXXIII) und auf dem Flächenschnitt

Fig. 48, Taf. XXXIII), beide durch ein Septum, ersichtlich. Die Muskelkerne haben nun alle die eigentümliche Stäbchenform angenommen; die zwei Hauptgefässe haben sich sehr erweitert, und das eine ist nun ebenfalls mit einer Lage Muskulatur umgeben, die nur distalwärts noch vermisst wird. Zwischen den Epithelblättern beobachtet man noch spärliche Bindegewebsfasern, reichliches Pigment und zahlreiche grössere und kleinere Gefässe, die mehr oder weniger weit in das Lumen vorspringen.

Nach dieser Untersuchung frägt sich nun: inwieweit lässt sich die Entwicklung der Salamanderlunge auf die bei Vögeln und Reptilien zurückführen?

Zwischen beiden bestehen zwei auffallende Unterschiede:

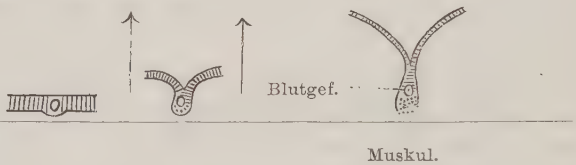
1. Das Bindegewebe des anfangs sehr dickwandigen Säckchens ist viel lockerer, spärlicher wie bei Vögeln und Reptilien.

2. Das Epithel ist von allem Anfang an durchaus platt, nirgends eine Spur des typischen Knospungsepithels.

Wie erinnerlich, wurde bei der Erklärung des Sprossungsprozesses beim Hühnchen (Seite 601) die Vermutung ausgesprochen, dass sich, bei Vorhandensein eines lockeren, spärlichen Bindegewebes, die Zellen des in starker Vermehrung begriffenen Epithels in dem Masse ausdehnen könnten, wie sie sich vermehren, unter Auseinanderdrängen des Bindegewebes. Dieser Fall liegt, meiner Ansicht nach, bei Salamander vor. Dadurch, dass das Bindegewebe lockerer ist und wenig Widerstand zu bieten vermag, geht die Ausdehnung des Epithels mit seiner Vermehrung Hand in Hand, so dass der Prozess der Knospung gewissermassen ein diffuser ist und nicht mehr, wie bei den Reptilien und Vögeln, ein lokalisierter, infolge des starken Widerstandes der darunter liegenden Gewebsmasse. Bei Salamander hätte darnach jede Vermehrung des Epithels eine sofortige Erweiterung des Lungenlumens zur Folge, unter gleichzeitiger Verdünnung der Wand, ohne dass es dabei zur Anhäufung von dichtgedrängten Zellen und damit zur Bildung eines primären Lungenbläschens zu kommen braucht. Thatsächlich wird auch durch Vergleich, z. B. der Fig. 42 mit Fig. 44 und der Fig. 46 mit Fig. 47, der Eindruck hervorgerufen, dass

es sich um eine Dehnung der Lungenwand handelt, gewissermassen um eine allgemeine Ausbuchtung derselben.

Nach dieser Auffassnng wären die Septen auch hier nichts weiter wie festliegende Punkte der Wand, die dieser allgemeinen Ausdehnung nicht oder doch nur wenig gefolgt sind. Allerdings findet wahrscheinlich auch eine gewisse Verlängerung derselben nach innen zu statt, infolge der sich in ihnen entwickelnden Muskulatur, genau wie bei Lacerta, eine Verlängerung, die aber unbedeutend ist gegen die in entgegengesetzter, bronchifugaler Richtung erfolgende, durch Ausbuchtung und Verdünnung der Wand nach aussen. Folgendes Schema macht den Gang dieses Prozesses klar.



Auf die Frage, was die Ursache ist, dass sich die Lunge an diesen bestimmten Stellen nicht auszudehnen vermag, gibt es gewiss nur eine Antwort: die Gefässe, die circulär verlaufenden Gefässe wirken wie Reifen eines Fasses auf die Lungenwand. Anfangs sind die Seitengefässe zu schwach, um eine solche Wirkung auszuüben, und dementsprechend ist die Wand noch glatt. Erst allmählich vergrössern sie sich und entstehen Hand in Hand damit die Septen. Fig. 10, Taf. XXX, zeigt eine Stelle (bei b), wo unregelmässig nach rechts ein Seitenzweig vom Hauptgefäss abgeht und hier ist denn auch eine Unregelmässigkeit in der Lungenoberfläche auffällig, nämlich rechts von dem Hauptgefäss sind zwei Perlen, während links nur eine vorhanden ist. Kleinere vom Hauptgefäss auf den Perlen verlaufende Zweige, wie auch auf Fig. 10 ersichtlich, sind entweder zu schwach gewesen, um eine Schnürwirkung zu haben, oder sind erst später, nach Bildung der Ausbuchtung, aufgetreten.

Allerdings bleibt damit die Frage unbeantwortet, warum die zwei Hauptgefässe nicht eine gleiche Wirkung ausüben, so dass an diesen Stellen zwei grosse Längssepten in die Lunge vorspringen? Sie findet aber ebenfalls keine Beantwortung, wenn der Prozess der Septenbildung angenommen wird, der noch verschiedenes andere unerklärt lässt, z. B. warum die Lungen-

wand zwischen den Septen ausgebuchtet wird; warum nicht auch die anderen Seitengefässe der Hauptstämme, wovon einige in Fig. 10 ersichtlich sind, eine Septenbildung zur Folge haben, da doch eine Wucherung des Bindegewebes nicht an die Zeit des Auftretens eines Gefässes gebunden ist; später auftretende Gefässe müssten die gleiche Wirkung haben wie früh auftretende.

Nach diesen Ausführungen würde sich also die Salamanderlunge in ihrer Entwicklung an die Lungen der niederen Reptilien anschliessen und eine Modifikation des Knospungsprozesses darstellen, wobei auch hier die Septenbildung nur eine vorgetäuschte ist.

An dieser Stelle möchte ich noch eine Bemerkung machen, bezüglich der Entstehung der Muskulatur.

Eine genauere Untersuchung der Muskulatur in der Lunge hätte jetzt zu weit geführt und wäre über den Rahmen dieser Arbeit hinausgegangen. Anfangs hoffte ich, die Untersuchungen an Salamander werde einiges Licht in diese Frage bringen. Allein an diesem Material ist, besonders an jüngeren Stadien, die Untersuchung dadurch sehr erschwert, dass die Feststellung, ob es sich um Bindegewebs- oder Epithelzelle handelt, nicht leicht ist. Maurer fand in der Haut von Anuren platte Muskelzellen, die sich in die Tiefe, unter die Basalfläche hinaus erstrecken und sich kontinuierlich in ein Bündel von Faserzellen (platte Muskelzellen) fortsetzen. Ebenso ist (durch H. Heidenhain, Vollmer etc.) lange bekannt, dass die glatten Muskelzellen der Oberfläche der Hautdrüsen unzweifelhaft aus dem Epithel entstehen. Vielleicht ist dies auch der Fall bei der Lunge?

Bei den Reptilien wäre die Frage wohl leichter zu lösen, da hier die Gewebe deutlicher differenziert sind. Eine Thatsache ist mir aufgefallen, dass die oftgenannten Keilzellen, besondert bei Gehyra, eine auffallende Aehnlickeit, sowohl in der Form ihrer Kerne, wie in deren Grösse und stärkerer Färbbarkeit, mit deren der Muskelzellen haben, sodass an günstigen Schnitten, beim ersten Blick ins Mikroskop, sie für gleiche Bildungen gehalten werden mussten. Einige dieser Keilzellen konnten beobachtet werden, deren, dem Bindegewebe zugekehrtes Ende etwas umgebogen war, ebenso der Kern und dadurch sich scheinbar dèr Faserrichtung des Bindegewebes anordnete. Ganz in der Nähe, aber schon im Bindegewebe, befanden sich dann ganz ähnliche Zellen. Jedoch sah ich nirgends den Uebergang einer Keilzelle ins Bindegewebe. Ferner ist eine Thatsache, dass diese Keilzellen besonders zahlreich sind vor Auftreten der Muskulatur, und mit dem Reichlicherwerden letzterer an Zahl abnehmen und schliesslich verschwinden. Bei Gehyra und Hatteria, die beide besonders stark entwickelte Muskulatur haben, sind diese Keilzellen auffallend reichlich vorhanden, so dass doch die Frage nicht ganz von der Hand gewiesen werden kann: ob nicht Keil- und Muskelzellen Beziehungen zu einander haben. Genauere histologische Untersuchungen des ziemlich günstigen Lungenmaterials bei Reptilien dürfte zur Lösung dieser Frage führen, der ich in einer späteren Arbeit näher zu treten beabsichtige.

Rana temporaria.

Embryonale Lunge: Die Untersuchung einer Reihe von Larven von 2,1 cm, deren Lungenlänge kaum 2 mm betrug, bis zu einer vierbeinigen Larve, die schon fast die Metamorphose beendet hatte, ergibt, dsss sich die Lunge wie die von Salamander entwickelt. Anfangs ein dickwandiges Säckchen (Fig. 49, Taf. XXXIII) von lockerem Bindegewebe und zwei Lagen Plattenepithel, engem Lumen und zwei grossen Gefässen, lateral und medial, wird sie immer grösser unter Erweiterung des Lumen und Verdünnung der Wand, in der sich allmählich Muskulatur herausdifferenziert. In grösseren und kleineren Zwischenräumen buchtet sie sich aus, während die fest bleibenden Punkte dazwischen zu Septen werden, ganz wie bei Salamandra, nur sind die Ausbuchtungen viel zahlreicher, unregelmässiger. Allmählich ist die ganze Lunge mit halbkugeligen Ausbuchtungen bedeckt, zwischen welchen die Seitenzweige der Hauptgefässe verlaufen, die nicht gleichzeitig nach beiden Seiten von diesen abgehen, wie bei Salamander, sondern ganz unregelmässig. Anfangs enden sie frei im Gewebe; allmählich anastomosieren sie miteinander, so ein dichtes, kompliziertes Netzwerk bildend.

Die Muskulatur verläuft circulär, und ist am stärksten in den Septen, besonders über den zwei Hauptgefässen. Ihre Kerne sind teils oval, mit abgestumpften Enden, teils stäbchenförmig und scheinen erstere allmählich in letztere überzugehen.

Eine Eigentümlichkeit zeigt die junge Froschlunge: bei einer Larve von 3,2 cm (2 Beinen 1,1 cm) sieht man, wie das hohe, bewimperte Cylinderepithel des Darmes sich als schmaler Streifen eine Strecke weit in die Lunge fortsetzt, auf der medialen Seite, über dem Hauptgefäss. Darunter befindet sich ziemlich viel Muskulatur und Bindegewebe. Der Streifen springt, auf Querschnitten, sofort in die Augen (Fig. 50, Taf. XXXIII). Stellenweise ist er von Ausbuchtungen durchbrochen und setzt sich an den beiden Seiten derselben fort, aber niemals in sie hinein. Die Zellen dieses Streifens sind hoch (Fig. 51, Taf. XXXIII), mit dichten Wimpern besetzt. Nach beiden Seiten und am distalen Ende des Streifens werden sie allmählich breiter, niedriger, verlieren erst die Wimpern, dann den feinen, cuticularen Saum und gehen so allmählich in das Plattenepithel der Lunge über. Dieser Streifen entsteht nicht durch ein

späteres Einwachsen des Darmepithels in die schon gebildete Lunge, sondern durch eine allmähliche Umwandlung der allerdings vom Darm stammenden Lungenzellen, die höher werden und Wimpern erhalten. Die Verwandlung schreitet distal immer weiter vor bis sie fast das Ende der Lunge erreicht, bei einer Larve, die am Ende der Metamorphose steht. Dieser Streifen hat mit dem eigentlichen Wachstum der Lunge und dadurch mit dem Sprossungsepithel der Reptilien und Vögel nichts zu thun, sondern ist wohl nur von physiologischer Bedeutung, und lässt sich mit dem von Ebert (11) bei Triton gefundenen Streifen vergleichen. Er erhält sich lange Zeit in seiner ganzen Auffälligkeit; erst später erhalten auch die anderen Septen Wimperepithel, wodurch er an Bedeutung und Auffälligkeit verliert.

Pelobates Fuscus.

Embryonale Lunge: Die bei Frosch nachgewiesene Complizierung der Lunge, im Vergleich zu Salamander, hat sich noch weiter gesteigert, wie die Untersuchung einer Reihe von Embryonen zwischen 3 cm und 10,5 cm gezeigt hat. Das Prinzip des Wachstums ist jedoch durchaus das gleiche wie bei Salamander. Bei den jüngsten Stadien von 3 und 4 cm ist die Lunge (Fig. 52, Taf. XXXIII) schon ein relativ dünn wandiges, mit weitem Lumen versehenes Säckchen, in dem drei Teile zu unterscheiden sind: ein proximaler sehr weiter, glattwandiger, der einem weiten Bronchus vergleichbar ist; ein mittlerer, der sich äusserlich als Einschnürung kennzeichnet, innen einen engen, röhrigen Kanal, der grosse Aehnlichkeit mit dem intrapulmonalen Bronchus der höheren Reptilien hat, und eine grosse Anzahl nur durch relativ dicke Septen voneinander getrennte Ausbuchtungen besitzt, so dass dieser mittlere Teil ein ganz schwammiges Aussehen gewinnt; ein distaler, in den der mittlere sich stark erweitert, sodass hier die Lunge sich als ein weiter, dünnwandiger Sack darstellt, in dessen Hohlraum kleine, distal allmählich ganz verschwindende Septen vorspringen.

Die mittlere Partie der Lunge verhält sich bei den einzelnen Individuen, ja oft bei der rechten und linken Lunge ganz verschieden. Sie kann mehr distal oder mehr proximal liegen, sie kann vollständig fehlen, sodass dann die ganze Lunge ein weiter, dünnwandiger Sack mit langen, schlanken Septen und

wenig Muskulatur ist. Sie kann kurz sein oder lang. Bei einer rechten Lunge reichte diese Strecke bis fast an das distale Ende, welches dann wie ein rundes Bläschen am dünnen Stiele hing. Im Stiele war ein schmaler Kanal, der sich z. B. mit dem intrapulmonalen Bronchus bei Emys vergleichen liesse, von vielen runden Oeffnungen durchbohrt, die in die Kammern, resp. Crypten der Lunge führten, während das Bläschen am Ende mit der Endkamer bei Emys zu vergleichen wäre.

Ein Querschnitt durch den distalen Teil (Fig. 53, Taf. XXXIII) ergibt Verhältnisse, die denen der jungen Froschlunge ähnlich sind; die Lungenwand ist dünn und besteht aus zwei Lagen Plattenepithel und sehr wenig Bindegewebe. Der weite, centrale Hohlraum hat eine ganze Auzahl von Ausbuchtungen getrieben, zwischen welchen mässig lange Septen in diesen hinein vorspringen, am Ende durch Muskulatur etwas kolbig aufgetrieben: in jedem befindet sich ein Blutgefäss.

Querschnitte durch den mittleren Teil ergeben ganz andere Bilder. Hier ist der centrale Hohlraum auf der Stufe eines engen Kanales geblieben dadurch, dass sich, offenbar sehr frühzeitig, eine ganz kolossale Muskulatur und sehr starke Blutgefässe in den Enden der Septen entwickelt haben, welche ihn sphinkterartig umgeben, so dass dieser Kanal das Aussehen eines Rohres gewinnt, dessen dicke Wand siebartig von kleineren, runden Oeffnungen durchbohrt ist, welche in die Ausbuchtungen dieses Kanales führen. Die Ausbuchtungen nun haben sich in ihrem peripheren, hinter der Muskulatur gelegenen Teile kolossal ausgedehnt, wobei ihre Wände erst nur miteinander in Berührung kamen, später aber, bei weiterer Ausdehnung der Ausbuchtungen, mehr und mehr aneinander gepresst und dabei grössere oder kleinere Spalten der Leibeshöhle mit eingeschlossen wurden. Allmählich kam es zur Verschmelzung dieser Wände, unter Resorption des peritonealen Epithels, wobei Teile der Leibeshöhle als Lücken in die Lungenwand aufgenommen wurden, welche das peritoneale Epithel behielten (Fig. 57, Taf. XXXIII). An dem Pigment, das sich nie in der inneren, sondern immer in der äusseren Gewebeschicht der Lungenwand befindet, also in oder dicht unter dem peritonealen Epithel, ferner noch im Verlauf der Gefässe, lässt sich leicht erkennen, ob man es mit Lungenraum oder Leibeshöhle zu thun hat. Fig. 52, Taf. XXXIII, zeigt

deutlich, wie die pigmentirte Oberfläche der Lunge gefältelt ist und die Leibeshöhle sich in den oft tiefgehenden Falten befindet.

Bei den älteren Stadien ist dieser Faltungsprozess noch weiter gegangen, mit dem immer grösser Werden der Ausbuchtungen (Fig. 54), zwischen denen jetzt nur noch ganz dünne, schlanke Septen übrig bleiben, die aber an ihrem, den Bronchus bildenden Ende eine mächtige, circulär um diesen verlaufende Muskulatur aufweisen. (Fig. 55, Taf. XXXIII.) Der Endteil der Lunge hingegen hat sich noch bedeutend erweitert, sodass hier nun die Septen sehr lang und schlank geworden sind; sie haben eine relativ geringe Muskulatur. (Fig. 56, Taf. XXXIII.)

Die Pelobateslunge zeigt klar, dass die Septen nicht (oder nur wenig) durch bronchipetales Einwachsen der Lungenwand, also durch den Prozess der Septenbildung, entstanden, sondern dass letztere einfach die Punkte der Wand sind, die der Ausbuchtung widerstanden haben. So zeigt ein Vergleich von Fig. 54 mit Fig. 52, dass in der mittleren Lungenpartie, wo die Muskulatur so mächtig und dadurch widerstandsfähig ist, im Gegensatz zur proximalen und distalen, der Centralraum sich kaum erweitert hat, trotzdem beide Stadien im Alter ziemlich weit auseinander liegen; nur die Lungenwand zwischen und hinter diesen festen Punkten konnte sich ausdehnen.

Die ganze Lunge ist ausserordentlich blutreich; das Bindegewebe bildet gewissermassen nur ein lockeres Netzwerk, in dessen weiten Maschen die Blutkörperchen circulieren, (Fig. 58, Taf. XXXIII.) Die Septen der mittleren Lungenpartie könnte man fast Blutsäulen nennen, so mächtig ist die hier circulierende Blutmenge, die sich sogar zwischen die Muskelfasern durchdrängt und sich überall Bahn bricht.

Die vorgehenden Untersuchungen an Amphibienlungen haben gezeigt, dass ihre Struktur durchaus nicht eine so einfache, gleichartige ist, wie allgemein angenommen wird, und dass sich auch innerhalb dieser Tierklasse eine allmähliche Komplizierung der Lunge geltend macht, von dem einfachen, glattwandigen Sack von Triton bis hinauf zur recht komplizierten und schon sehr an die Lungen der Reptilien erinnernden Lunge von Pelobates.

Die Entwicklung der Lunge geht nach den gleichen Gesetzen wie bei Vögeln und Reptilien vor sich und lässt sich auf den Prozess der Knospung zurückführen, bei dem vom centralen Hohlraum, in bronchifugaler Richtung, ein Kanal- resp. Hohlraumsystem, unter Verdünnung und grösserer oder geringerer Ausbuchtung der Lungenwand, entsteht. Der Prozess der Knospung hat allerdings bei den Amphibien eine bedeutende Modifikation erfahren dadurch, dass die Masse des Bindegewebes eine so geringe ist, dass sie wenig Widerstand zu bieten vermag, und es daher nirgends zu einer lokalisierten Epithelvermehrung und dadurch zur Bildung eines typischen primären Lungenbläschens kommt. Sondern die Knospenbildung ist gewissermassen eine diffuse, indem jeder Vermehrung der Epithelzellen eine direkte Erweiterung des Lungenhohlraumes unter Ausbuchtung und Verdünnung der Wand folgt. Die dieser allgemeinen Ausbuchtung widerstehenden Punkte werden zu den Septen, die also hier auf ganz gleiche Weise entstehen, wie bei den Reptilien und ebenfalls bei der ausgewachsenen Lunge eine Septenbildung vortäuschen.

Wir sehen also, dass das Bindegewebe bei den Amphibien ein ebenso bedeutender Faktor zur Vereinfachung, wie bei den Reptilien zur Komplizierung der Lunge ist und bei ersteren sogar den ganzen Prozess der Knospung zu modifizieren vermag.

Zusammenfassung der Befunde bei Amphibien:

I. Die Lunge der Amphibien entwickelt sich genau nach den gleichen Prinzipien, wie bei Vögeln und Reptilien:

a) durch allgemeine Vergrösserung der Lunge, infolge Vermehrung ihrer Gewebe;

b) durch den Prozess der Sprossenbildung des intrapulmonalen Bronchus = centralen Hohlraumes in dem dicken, bindegewebigen Säckchen.

II. Dieser Prozess der Sprossenbildung ist aber hier kein lokalisierter, sondern ein diffuser, und hat daher sein typisches Aussehen verloren. Die Ursache davon ist die geringe Masse des Bindegewebes. Diese hat zur Folge:

a) dass sich die Epithelzellen bei jeder Vermehrung sofort ausdehnen können, unter Erweiterung des centralen Hohlraumes;

b) dass es nirgends zur Bildung des typischen Sprossungsepithels kommt, sondern das Epithel überall vollständig platt ist;

c) dass die immer dünner werdende Wand allmählich nach aussen ausgebuchtet wird und die Lungenoberfläche immer mehr halbkugelige Erhöhungen zeigt.

III. Die Septen sind auch bei Amphibien nichts anderes wie bei Reptilien: die relativ festen Punkte der Wand, die zwischen zwei Ausbuchtungen stehen geblieben sind.

Zum Schluss seien noch einige Bemerkungen zur Entwicklung der Säugerlunge gestattet.

Säugetiere.

Bei Beginn dieser Arbeit sprach ich die Hoffnung aus, eine continuierliche Entwicklungsreihe für die Wirbeltierlunge, von den Amphibien an aufwärts bis zu den Vögeln, finden und dieser Reihe, als letztes Glied, vielleicht auch die Säugetierlunge anfügen zu können. Ferner sprach ich die Ansicht aus, dass bei letzteren manche jetzt noch strittige Frage geklärt würde, wenn zu deren Lösung nicht nur ein vergleichend anatomisches, sondern auch ein vergleichend entwicklungsgeschichtliches Material herangezogen würde.

Meine Untersuchungen an Säugerembryonen erstrecken sich allerdings nicht weiter, als die Durchsicht einiger Quer- und Längsschnitt-Serien durch Embryonen von Ratten, Mäusen und Kaninchen. Es liegt mir daher durchaus fern, mich auf dem schwierigen Gebiet in bestimmter Weise auszusprechen. Immerhin glaube ich doch einige Punkte anführen zu können, die eine Berücksichtigung verdienen dürften und die zeigen, dass thatsächlich die Säugetierlunge das letzte Glied einer langen Entwicklungsreihe ist, die in ihren Hauptzügen nun vorliegt.

Zuerst möchte ich eine kurze Beschreibung der Entwicklung der Lunge von Echidna aculeata geben, wie sie sich nach Narath's Untersuchungen darstellt, und sehen, welche Bedeutung ihr nach meinen vorliegenden Untersuchungen zugemessen und welche Stellung in der ganzen Entwicklung der Wirbeltierlunge gegeben werden muss.

Fig. 60, Taf. XXXIII, ist eine Abbildung Narath's von einem Querschnitt durch die Lunge eines jungen Echidna-Embryo

(Narath No. 45), Fig. 59, Taf. XXXIII eine solche durch ein eben geborenes Tier (Narath No. 47). Ein Blick auf Tafel XXXII genügt, um eine ganz auffallende Ähnlichkeit dieser beiden verschieden alten Lungen und somit auch ihrer ganzen Entwicklung mit jungen Reptilienlungen zu konstatieren. Figur 59 gleicht in ihrer ganzen Struktur z. B. sehr der jungen Crocodilierlunge (Fig 40, Taf. XXXII), Fig. 60, Taf. XXXIII, z. B Hatteria (Fig. 27, Taf. XXXII), mehr aber noch Emys (Fig. 36, Taf. XXXII), und zwar ist diese Ähnlichkeit eine so grosse, dass, wenn nur letztere Lunge ohne Angabe ihrer Herkunft vorläge, sie für eine Reptilienlunge gehalten werden müsste, und man nicht anstehen würde, dementsprechend (nach der alten Anschauung) zu erklären, dass durch typische Septenbildung in bronchipetaler Richtung von der Wand aus das ganze Kanalsystem der Lunge entstanden sei.

Narath ist ebenfalls diese Ähnlichkeit der letzten Stadien mit der Reptilienlunge aufgefallen, nicht aber die der ersten Stadien, wie dies auch nicht möglich war, da entsprechende Untersuchungen an Reptilien noch nicht vorlagen. Demgemäss sagt er auch, dass diese Ähnlichkeit (der letzten Stadien) bei oberflächlicher Betrachtung nicht zu verkennen sei, während genauere Untersuchungen lehren, dass doch wesentliche Unterschiede zwischen beiden bestehen: bloss die weiten Lufträume seien beiden gemeinsam, die aber bei Echidna ganz anders gebaut und auf ganz andere Weise wie bei Reptilien entstanden seien. Sie seien nämlich, wie bei allen Säugern, im Gegensatz zu den Reptilien, durch Sprossenbildung des Stammbronchus in das dicke Lungensäckchen entstanden. Diese Entstehungsweise ist aber, nach meinen Untersuchungen, genau die gleiche wie bei Reptilien. Die Ähnlichkeit der Echidnalunge mit der Reptilienlunge ist also nicht eine bloss „äusserliche und zufällige", wie Narath annimmt, sondern eine viel tiefer liegende, in der ganzen Entwicklung der Lunge begründete.

Der Entwicklungsgang der Echidnalunge ist, nach Narath's Darstellung, kurz folgender: Die Lunge des jüngsten von ihm untersuchten Embryo stellt zwei dickwandige Säckchen dar, in welche das Bronchialrohr eine Anzahl Knospen entsendet, wobei, wie bei allen Lungen, der Prozess in cranio caudaler

Richtung fortschreitet. „Das Bronchialrohr mitsamt den Knospen besitzt eine Auskleidung von hohem, unregelmässig geschichtetem Cylinder-Epithel mit vorwiegend basal gestellten Kernen.“ Die Knospen wachsen sich allmählich zu Kanälen aus, unter Abflachung des Epithels, besonders in den stärkeren Ausweitungen. Es nimmt, wie Narath angibt, bei den älteren Embryonen die Dichte des Mesoderms allmählich ab, also der gleiche Vorgang, wie ich ihn, im Gegensatz zu Vögeln, bei Reptilien, besonders aber bei Amphibien beobachtet habe, ein Vorgang, der eine so grosse Bedeutung in der Entwicklung der Lunge bei diesen zwei Klassen hat. Diese Abnahme der die Bronchen umhüllenden Mesodermschicht schreitet im weiteren Verlauf der Entwicklung fort, die Kanäle werden immer weiter, und damit Hand in Hand plattet sich das Epithel in denselben ab. Kurz vor der Geburt tritt nun „plötzlich“ etwas auf, was Narath unverständlich ist: es „fällt sofort eine besondere Weite der Bronchien auf, der ganze Bronchialbaum sieht wie aufgeblasen aus. An dieser auffallenden Erweiterung haben sowohl die Stammbronchien, als auch sämtliche Seitenzweige mit allen ihren Verästelungen teilgenommen. . . . Eine natürliche Folge der Dickenzunahme der Seitenzweige ist ein Näherrücken dieser aneinander am Mutterstamm, wodurch wieder die astlosen Strecken der Bronchien kürzer und die trennende Mesodermschicht dünner wird. Der Bronchialbaum verliert seine schlanken Formen, erscheint plumper und bietet eine gedrängtere Astfolge dar.“ Ferner schreibt Narath: „Indem sich zwei benachbarte Bronchialästchen oder Knospen ausdehnten, reduzierten sie die zwischenliegende Mesodermschicht bis auf eine ganz dünne Scheidewand, die am Querschnitt als schmaler, langer Sporn frei ins Lumen des erweiterten Mutterstammes hineinzuragen scheint.“ Dieser Sporn Narath's ist eine gleiche Bildung, wie wir sie bei Amphibien und Reptilien fanden: „ein Septum“, und ist auf genau die gleiche Weise wie bei diesen entstanden: es ist der zwischen zwei Knospen übrig gebliebene, durch zunehmende Ausdehnung verdünnte Wandteil der Lunge. Auch hier hat sich das Epithel überall, ausser in den Hauptbronchien, zu einem cubischen abgeplattet, es hat also auch hierin der gleiche Prozess wie bei den Reptilien stattgefunden: eine Ausweitung des ganzen Kanalsystems in Folge der Abnahme der Masse des Bindegewebes, das der Vermehrung und der Abflachung des Epithels nur wenig

Widerstand zu bieten vermag, so dass mit der Vermehrung und Abflachung eine Ausweitung der Kanäle Hand in Hand geht; daher die merkwürdige Ähnlichkeit mit der Reptilienlunge, von der die Echidnalunge, soweit ich dies nach Narath's Beschreibung, ohne die Präparate gesehen zu haben, beurteilen kann, durch keine „wesentlichen Unterschiede" getrennt ist.

Postembryonal verliert allmählich die Echidnalunge ihr reptilienartiges Aussehen, ihr Hohlraumsystem wird eng und schmal und gleicht dann ganz den Lungen der übrigen Säuger. Es wäre nun sehr interessant zu sehen, wie und durch welche Faktoren bedingt diese Veränderung zustande kommt, leider fehlt bis jetzt das Material zu dieser Untersuchung. Die Vermutung liegt nahe, dass nach der Geburt die Bindegewebsmasse in der Lunge stark zunimmt, wobei entweder die weiten Hohlräume thatsächlich eingeengt werden oder aber, was mir wahrscheinlicher vorkommt, diese sich entweder gar nicht oder nur wenig auszudehnen vermögen und dann durch das Wachstum der ganzen Lunge und die Verlängerung und Vermehrung des Kanalsystems nur relativ enger werden und enger scheinen.

Nachdem es gelungen ist, die Echidnalunge in ihrem Entwicklungsgang an die Reptilienlunge anzuschliessen, bleibt noch zu sehen, inwieweit dies mit der Lunge der übrigen Säuger, möglich ist, wobei ich besonders in zwei noch strittige Fragen einiges Licht zu bringen hoffe.

Fig. 61, Taf. XXXIII, ist die Abbildung eines Längsschnittes durch den Endteil der Lunge eines 15 mm langen Kaninchen-Embryo; das Bild schliesst sich, wie ein Blick auf Taf. XXXII und auf Taf. XXXIII lehrt, direkt an entsprechende bei Reptilien und Vögel an. Ein dickes - sehr dickes —, bindegewebiges Säckchen von einem epithelialen Rohr durchsetzt, welches drei grosse Knospen mit kolbig erweiterten Enden getrieben hat. Auch das Ende des Hauptrohres ist kolbig erweitert. Kurz vor diesem Ende gewahrt man eine Epithelverdickung mit schwacher Einsenkung, die erste Anlage einer neuen Knospe.

Das Epithel des Rohres, sowie der Knospen, ist ziemlich das gleiche, ein anscheinend mehrschichtiges Cylinderepithel. Es frägt sich nun, ist dieses Cylinderepithel thatsächlich ein mehrschichtiges wie Narath es auch bei der Echidnalunge fand, oder ist dies eine Täuschung und handelt es sich um ein einschichtiges, hohes Cylinderepithel, wie ich es bei allen von mir untersuchten Lungen fand?

Die Ansichten, ob es sich in der embryonalen Säugerlunge um ein einschichtiges oder um ein mehrschichtiges Epithel

handelt, sind sehr verschieden. Stieda (44) schreibt hierüber: „Der feinere Bau des Epithels der Bronchialkanäle und der provisorischen Lungenbläschen ist fast der gleiche, wie bei ganz jungen Embryonen. Das Epithel ist entschieden ein geschichtetes.

Hiermit stimmen Pouchet und Tourneaux's (36) Angaben überein, während Kölliker (24) die Frage offen lässt.

In direktem Gegensatz hierzu schreibt Küttner (26): „Die Darmdrüsenhaut . . . besteht ursprünglich aus einer Schicht Zellen, die durch Umgestaltung des Blattes zu einem Rohr (Darmrohr) und durch rasches Sichanhäufen an einem Orte zu radiär gestellten Spindelzellen werden. . . . Erst nachdem sich die primäre Zellenlage zu radiär gestellten Spindelzellen umgewandelt, stülpt sich das Epithelrohr des Darmkanals in die bereits vorhandenen Lungenhöcker aus. . . . Erst bei weiterer Entwicklung nimmt man wahr, wie die einzelnen Radien in der Mitte anschwellen, dann ovalär, schliesslich zu Cylinderzellen werden, welche vom Basalsaum bis zur Basalmembran reichen, ihre Kerne aber in ungleicher Höhe tragen. Dementsprechend zeigt das Epithelrohr auf dem Querschnitt 3—4 in verschiedener Höhe, mit ihrem Längendurchmesser aber stets radiär gelagerte Kernreihen. Bei älteren Embryonen sieht man die Kerne von der Basalmembran abrücken, eine homogene Substanz hinter sich lassen und in zwei ineinander geschobenen Reihen sich ordnen, schliesslich bleibt nur eine Kernreihe dicht am Basalsaum übrig."

Gestützt auf die Untersuchungen bei Amphibien-, Reptil- und Vogelembryonen, die gezeigt haben, dass es sich überall ausschliesslich um ein einschichtiges Epithel handelt, das nur durch seine besonderen Verhältnisse das Aussehen eines mehrschichtigen gewinnt, lässt sich a priori vermuthen, dass Küttner Recht hat, und auch in der Säugerlunge stets nur ein einschichtiges Epithel vorkommt. Meine wenigen Untersuchungen an Säugern haben mich in dieser Vermuthung sehr bestärkt. Fig. 63, Taf. XXXIII, ist ein Längsschnitt durch ein primäres Lungenbläschen, Fig. 62 ein Querschnitt durch den Centralkanal. Beide, mit dem Zeichenspiegel gezeichnet, lassen kaum einen Zweifel aufkommen, besonders nach Vergleich mit den entsprechenden Bildern bei Hühnchen, Anguis, Gehyra etc., dass im ganzen Rohr, bis an sein Ende, und in allen Knospen, kein mehrschichtiger, sondern ausschliesslich ein typisches, einschichtiges, hohes

Cylinderepithel vorkommt, das genau Küttner's Beschreibung entspricht.

Ich möchte nun die Vermuthung aussprechen, dass es sich um eine Täuschung handelt, wenn Narath ein mehrschichtiges Cylinderepithel in der Echidnalunge fand, und genauere Untersuchungen zeigen werden, dass auch hier das Epithel das typische, hohe Cylinderepithel ist, wie ich es (S. 396) beschrieb. Die Vermuthung liegt um so näher, als nach Narath's Beschreibung die weitere Entwicklung des Epithels mit dem allmählichen, einreihig Werden der basalgestellten Kerne und dem allmählichen Abflachen genau so zu verlaufen scheint, wie bei den von mir untersuchten Lungen.

Dieses Vorkommen eines hohen Cylinderepithels im ganzen centralen Kanal ist nichts merkwürdiges. Von den Amphibien an aufwärts herrscht überhaupt die Tendenz des Epithels, sich zu verdichten, unter Verschiebung der Zellkerne. Bei den Amphibien handelte es sich ausschliesslich um Plattenepithel; bei den niedrigen Reptilien ist im centralen Hohlraum ein Pflasterepithel, das bald zu einem Plattenepithel wird, während allein in den Knospen das hohe Cylinderepithel vorkommt; bei den höheren Reptilien kommt letzteres hingegen schon im oberen Teil des centralen Kanals vor, und bei den Vögeln wird es erst im unteren Lungendrittel zum Pflasterepithel, während es bei den Säugern das ganze Rohr auskleidet.

Was das Bindegewebe anbelangt, das aussen von einem Plattenepithel begrenzt ist, so zeigt es deutlicher, wie bei den anderen Lungen, dass es sich um den Prozess der Knospenbildung des Epithelrohres handelt. Am Fundus der Lungenbläschen sieht man sehr schön, wie es durch dessen Vorwachsen immer mehr zurückgedrängt und verdichtet wird. (Fig. 61, Taf. XXXIII.) An dieser Stelle sind die Zellen stets abgeplattet und zwar tangential zur Oberfläche des Bläschens, während sie an den anderen Stellen mehr rundlich sind. In den Septen hingegen ist das Bindegewebe bedeutend lockerer und spärlicher (Fig. 63, Taf. XXXIII.), trotzdem dort Blutgefässe sich befinden. Um die primären Lungenbläschen und den centralen Hohlraum hat sich allmählich eine circulär verlaufende Faserschicht heraus differenziert, wie besonders in Fig. 62, Taf. XXXIII, gut sichtbar. Gegen den Fundus zu verliert sie sich, das heisst hat sie sich noch nicht gebildet. Muskulatur habe ich bei diesem Stadium noch keine beobachtet; ebensowenig Keilzellen. Blutgefässe sind reichlich vorhanden und wie bei Reptilien und Amphibien, je nach Grösse, von zwei und mehr dünn ausgezogenen Zellen begrenzt.

Eine weitere, und zwar eine der wichtigsten Fragen, die Säugerlunge betreffend, sei hier noch gestreift. Inwieweit kann von einem intrapulmonalen oder Stamm-Bronchus bei der Säugerlunge die Rede sein? Die Beantwortung dieser Frage hängt ab von einer andern, vielumstrittenen Frage: findet eine

monopodiale oder eine di- resp. polytome Verzweigung des Bronchialsystems innerhalb der Lunge statt? Bei der monopodialen Verzweigung — um die Frage kurz klar zu legen — wächst der intrapulmonale Bronchus ungeteilt fort, bis zum distalen Ende des Lungensackes, unter Abgabe einer mehr oder weniger grossen Zahl von Seitenzweigen. Bei der di- resp. polytomen Verzweigung hingegen gabelt sich der intrapulmonale Bronchus, gleich nach Eintritt in die Lunge, an seiner Spitze in zwei resp. mehrere Zweige, die sich ihrerseits, nach kurzem Verlauf wieder ebenso gabeln, so dass durch fortgesetzte Gabelung ein Kanalsystem gebildet wird, bei dem von einem Hauptkanal oder intrapulmonalen Bronchus nicht mehr die Rede sein kann.

Die allgemeine Anschauung, die auch in allen Lehrbüchern wiedergegeben wird, ist, dass eine dichotome Verzweigung stattfindet, und ist sie wohl auf C. E. v. Baer (2) zurückzuführen. Er sieht die ersten Bronchialgenerationen durch einige, sich folgende Dichotomien gebildet, während er bei der späteren Entwicklung stets eine monopodiale Teilung findet.

Allmählich erhoben sich immer mehr Stimmen, die sich für eine monopodiale Verzweigungsweise erklärten, so als erster Remak (38), dem sich Kölliker (24) anschloss.

Küttner (26) suchte 1876 die Frage zu lösen. Er untersuchte Rinderembryonen und kam zu dem Schluss, dass, so klar es sich auch beim ausgewachsenen Tier um eine dichotome Verzweigung handelt, so sicher entstehe der Bronchialbaum durch monopodiale Verzweigung. „Indem bestimmte Seitenachsen, bald nach ihrer Entstehung, kräftiger wachsen und sich reichlicher verzweigen, als die Hauptachse, wird dann der ursprünglich monopodiale Charakter verwischt.“

Stieda (44) (1878) hingegen fand, nach Untersuchung an Schafembryonen, dass das Kanalsystem gebildet wird sowohl durch dichotome Verzweigung, wie auch durch seitliche Sprossenbildung.

Aeby (1) war der erste, der, 1880, ein allgemeines Bildungsgesetz für das Verzweigungssystem des Bronchialbaumes suchte. Hatten sich seine Vorgänger mit der Untersuchung weniger Lungen begnügt, so brachte er zur Lösung der Frage ein ausserordentlich umfangreiches, vergleichend anatomisches

Material von nicht weniger als 70 Säugerlungen zusammen und kam dabei zu folgenden Schlüssen:

„Von einem dichot. Zerfall der beiden Luftröhrenäste ist nirgends die Rede. Weit davon entfernt, sich beim Eintritt in die Lungensubsanz aufzulösen, bewahrt ein jeder Luftröhrenast seine volle individuelle Selbständigkeit, indem er, ohne seine Richtung wesentlich zu ändern, das betreffende Organ gestreckten Verlaufs, unter allmählicher Verjüngung nach unten hin, durchzieht. . . . Jede Lunge besitzt ein grundlegendes Achsengebilde, das wir den Stammbronchus nennen wollen.

Der Stammbronchus entsendet vom Hilus ab zahlreiche Seitenäste, die in ihrer Mehrzahl das Gerippe des Bronchialbaumes ausmachen. Dieser ist nicht, wie die fälschlich angenommene dichotome Verzweigungsweise glauben liess, polypodial, sondern streng monopodial.

Gleiches gilt für die weitere Verzweigung dieser Seitenäste. Abweichungen von dem strengen Gesetz kommen im Allgemeinen erst in weiter vorgeschobenen Bezirken dadurch vor, dass der Gegensatz zwischen Stamm und Zweig sich verwischt, indem beide an Stärke einander gleich werden und so äusserlich das Gepräge gleichwertiger Teilstücke eines gemeinschaftlichen Ganzen annehmen Der Arterienbaum ist eine einfache Wiederholung des Bronchialbaumes. Auch in ihm ist nichts von Dichotomie, sondern ruhige, monopodiale Entfaltung, in unmittelbarem Anschluss an den Luftweg.“

Ferner schreibt er: „Die bisherige Entwicklungsgeschichte der Lunge (der Säuger) bewegt sich fast gänzlich im Rahmen einer dichotomen Vorzweigungsweise der Bronchialwege. Sie bedarf daher einer vollständigen Revision; von dieser wird gerade ein besonderes Gewicht zu legen sein . . . . auf die Verästelung des anfänglich einfachen Epithelrohres.“

Aeby kommt also zu dem Schluss, dass es sich bei der ausgewachsenen Lunge um eine ausgesprochene monopodiale Verzweigung handelt. Wie diese entsteht, ob monopodial, oder dichotom z. B. durch falsche Astbildung, überlässt er embryologischen Untersuchungen festzustellen.

His 1887 (21) untersuchte, um Aebys Studien zu ergänzen, vier sehr junge menschliche Embryonen, und erklärte, nach Rekonstruktion derselben: „Während ich, in betreff des Stammbronchus und seiner monopodialen Verzweigung mich völlig an Aeby anschliesse, bin ich im Fall, für die Seitenbronchien einen ausgesprochen dichotomen Verbreitungsmodus zu vertreten.“

Aehnlich schreibt Minot 1892 (31): „The branches all arise by terminal forking, never as outgrowths from the side of a stem.“ Justesen (23) stimmte ebenfalls für eine ausschliesslich dichotome Verzweigung, während Robinson 1899 (39) nach Untersuchungen an fünf Rattenembryonen von verschiedenen

und weit auseinander liegenden Altersstufen, auch eine seitliche Knospung zugibt, indem er schreibt:

„Bei Ratte und Maus ist die Bronchialverzweigung hauptsächlich eine ungleich dichotome oder sympodische. Jedoch rühren gewisse dorsale Bronchen von hohlen Knospen der Wände des Stammbronchus her."

In neuester Zeit haben sich nun Narath (32, 33) und D'Hardiviller (7, 8, 9, 10) mit dieser Frage eingehend beschäftigt und eine Reihe Arbeiten darüber veröffentlicht. D'Hardiviller hat allen seinen Vorgängern zum Vorwurf gemacht, und nicht mit Unrecht, dass sie sich, zur Lösung der Frage, nur mit der Untersuchung weniger, im Alter meist ziemlich weit auseinander liegender Embryonen begnügten, so dass sie nicht im Stande waren, das Entstehen einer Knospe zu beobachten und zu verfolgen. Um dieses zu können und ein ganz sicheres Material zu haben, wählte D'Hardiviller Embryonen von Kaninchen, die leichter zu beschaffen waren als solche von Mensch oder Rinder. Er untersuchte auf das Genaueste über 100 Kaninchenembryonen, die nur um Stunden im Alter auseinander lagen. So war es ihm möglich, eine vollständige Entwicklungsreihe für die Kaninchenlunge zu erhalten und, nacheinander, jede Knospe entstehen, wachsen und ihrerseits wieder Knospen abgeben zu sehen.

Auf Grund dieses umfangreichen Materials kommt er zum gleichen Schluss für die embryonale Lunge wie Aeby für die ausgewachsene. Er schreibt:

„Dans les poumons embryonnaires du lapin, il existe une bronche axiale aux depens de laquelle se fait toute la ramification.

Cette bronche importante, signalée par Aeby chez l'adulte, je l'apelle bronche souche, afin de rappeler, que c'est aux depens d'elle que naissent toutes les autres bronches.

Chez le lapin, et vraisemblablement aussi chez l'homme et les autres mammifères, la bronche souche prolifère par son extremité terminale, de façon a donner un tube axial, qui traverse toute la longueur du poumon. Cette bronche ne se devise pas a son extremité, comme le prétendent His, Robinson et Narath. Mes observations prouvent que le bourgeon terminal reste indivis, et que les rameaux situés sur la bronche souche n'apparaissent point par dichotomie vraie ou fausse, mais naissent en divers points des parois epitheliales de la bronche souche, par des hernies qui s'accentuent de plus en plus, se pédiculisent et donnent finalement les bronches collaterales primaires."

Narath (32, 33) beschränkte sich nicht auf entwicklungsgeschichtliche Studien, sondern ergänzte sie durch umfangreiche vergleichend anatomische Untersuchungen der Säugerlungen. Er kam dabei zu einer vollen Bestätigung der Aeby'schen Angaben, was das Verzweigungssystem der Säugerlunge anbelangt. Er stimmt auch im Wesentlichen mit D'Hardiviller überein, vorausgesetzt, dass man unter dem Begriff „Endknospe" bei Beiden das gleiche versteht.

Ich glaube, dass meine vergleichend entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, an Reptilien und Vögeln, D'Hardivillers und Naraths Ansicht in jeder Weise bestätigen.

Recapitulieren wir kurz den Entwicklungsgang des Kanalsystems bei den übrigen Wirbeltieren. Wir sehen, dass der centrale Hohlraum oder intrapulmonale Bronchus sowohl bei den Amphibien, wie auch bei den Reptiliern und Vögeln (was nicht immer speziell hervorgehoben wurde), durchaus ungeteilt in das Lungensäckchen hinein, und bis an dessen distales Ende fortwächst. (Siehe Zeichnungen.) Dann sehen wir dieses Rohr, proximal seitliche Knospen treiben, die zu Nischen bei den niederen, zu Kammern bei den höheren Reptilien wurden — oder, um ihnen den gleichen Namen zu geben, zu Bronchi II. Ordnung. Die Entstehung dieser Knospen setzt sich distal immer weiter fort, bis schliesslich die distale Spitze des intrapulmonalen Bronchus erreicht wird. Eine Untersuchung, die erst eingesetzt hätte, nach Bildung der letzten seitlichen Knospen, wäre wahrscheinlich zu dem Schluss gekommen, dass eine polytome Verzweigung des Hauptbronchus stattgefunden habe, denn da die letzten Knospen sich mehr ausdehnen können, wie das Ende des Bronchus, tritt dann ein, was Aeby für die ausgewachsene Säugerlunge angibt:

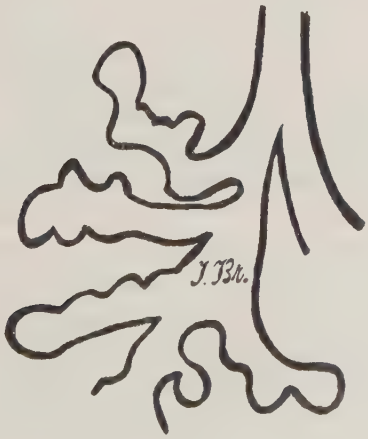
„Abweichungen von dem strengen Gesetz kommen im allgemeinen erst in weiter vorgeschobenen Bezirken dadurch vor, dass der Gegensatz zwischen Stamm und Zweig sich verwischt, indem beide an Stärke einander gleich werden, und so äusserlich das Gepräge gleichwertiger Teilstücke eines gemeinschaftlichen Ganzen annehmen." (Vergl. Fig. 15 Anguis.)

Die Bronchien II. Ordnung treiben nun ihrerseits wieder Knospen, die zu Bronchi III. Ordnung (Crypten, bei niederen

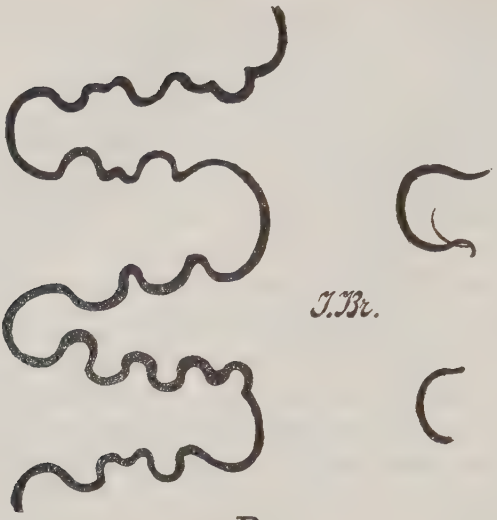
Reptilien — Nischen, bei höheren Reptilien — Lungenpfeifen, bei Vögeln) werden. Auch bei diesen ist die Frage schwer zu lösen, wenn es sich um kurze, bald in ihrem Wachstum behinderte Bildungen, wie bei den niederen Reptilien (Gehyra, Anguis) handelt, und die gleiche Komplikation, wie am Ende des intrapulmonalen Bronchus eintritt. Hier kann allein die Untersuchung der Entstehungsweise der Knospen entscheidend sein. Handelt es sich hingegen um längere Gänge wie bei Lacerta, Schildkröten etc., dann sieht man sofort, dass es sich auch da ausschliesslich um Lateralknospung handelt.

Bei Crocodiliern und Vögeln ist das gleiche der Fall. Der Bronchus wächst ungeteilt fort, bis an das Ende des Lungensackes. Er giebt eine beschränkte Zahl seitlicher Knospen ab, die ihrerseits ungeteilt weiter wachsen unter Abgabe von Seitenknospen u. s. w.

Hier gebe ich zwei Abbildungen, bei welchen die grosse Aehnlichkeit der zwei Kanalsysteme und ihrer Seitenzweige sofort in die Augen fällt. (A) ist der rechte Stammbronchus mit seinen Seitenzweigen von einem Kaninchenembryo nach D'Hardiviller; (B) das gleiche von Lacerta und unterscheidet sich von ersterem hauptsächlich durch seine grössere Weite — bei beiden aber sind alle Knospen durchaus seitenständig, während der Hauptkanal an seinem Ende ungeteilt fortwächst.



A



B

Wenn nun bei allen Wirbeltieren, ausser den Säugern, eine ausschliesslich monopodiale Verzweigung des Kanalsystems, innerhalb der embryonalen Lunge, nachgewiesen werden konnte — wenn ferner Aeby, gestützt auf sein umfangreiches Material, eine solche für die ausgewachsene Säugerlunge nachgewiesen hat, muss a priori eine monopodiale Entstehung des intrapulmonalen Kanalsystems auch für die Säuger angenommen werden. A posteriori wird diese Vermutung sehr bestärkt durch direkten Vergleich der in Entwicklung begriffenen verschiedenen Lungen mit ihren Kanalsystemen. Da ferner D'Hardiviller nach ausgedehnten Untersuchungen thatsächlich eine solche nachgewiesen hat bei Kaninchen, Küttner bei Rindern und Narath sowohl bei Echidna wie bei sehr vielen anderen Säugern, glaube ich kaum fehlzugehen, wenn ich den Schluss ziehe:

Bei allen Wirbeltieren entwickelt sich das Kanalsystem innerhalb der Lunge durch monopodiale Verzweigung; — und ferner, was daraus folgt: jede Wirbeltierlunge ist, bis an ihr distales Ende, von einem Hauptkanal durchzogen, dem intrapulmonalen Bronchus, eine direkte Fortsetzung des extrapulmonalen Bronchus.

Zusammenfassung der Entwicklung der Wirbeltierlunge.

Ueberblickt man die vorhergehenden Untersuchungen, so ergibt sich aus ihnen, dass die ontogenetische Entwicklung der Wirbeltierlunge durchwegs so verläuft, dass durch fortgesetzte Knospung des intrapulmonalen Bronchus, in dem bindegewebigen Lungensack, in bronchifugaler Richtung, ein ganzes Kanalsystem nach Art einer Drüse entsteht. Damit fällt die, neuerdings wieder von Milani vertretene und von Gegenbaur (17) ausgesprochene Hypothese, dass die Komplizierung der Lunge auf phylogenetischem Wege durch eine fortgesetzte, von der Lungenwand her in bronchipetaler Richtung erfolgte Teilung des einheitlichen Binnenraumes erfolgt ist, von selbst, denn sie entbehrt der embryologischen Begründung vollständig.

Die Lunge muss vielmehr phylogenetisch so entstanden gedacht werden, dass durch fortgesetzte Ausbuchtungen des intrapulmonalen Bronchus, in bronchifugaler Richtung, ein immer komplizierteres Kanalsystem entstanden ist, wobei die ursprünglich ausschliesslich respiratorische Innenfläche der Lunge mehr und mehr eine Sonderung in einen bloss Luft zuführenden und einen respiratorischen Teil erfährt — eine ähnliche Sonderung, wie bei den Drüsen, die ebenfalls erst im Laufe der phylogenetischen Entwicklung eine Sonderung ihrer sekretorischen und ihrer ausführenden Teile erkennen lassen.

Der phylogenetische Entwicklungsgang der Wirbeltierlunge stellt sich, nach meinen Untersuchungen, nun so dar: Anfangs (Triton) ist die Lunge ein dünnwandiger Sack, der durch allgemeine Erweiterung resp. Ausbuchtung des intrapulmonalen Bronchus sehr vergrössert wird. Bei den übrigen Amphibien widerstehen immer zahlreichere Teile der Wand, in welchem sich stärkere Blutgefässe und später auch Muskulatur und reichlicheres Bindegewebe befinden, dieser allgemeinen Ausbuchtung, und ragen dann als Leisten in den Lungenhohlraum hinein, während die zwischen diesen festen Punkten liegende dünne Wand, nach aussen immer stärker vorgetrieben wird. Diese Vortreibungen finden auf der Oberfläche als halbkugelige Erhöhungen ihren Ausdruck. Mit diesem Vorgang beginnt auch die Sonderung der anfangs (Triton) ausschliesslich respiratorischen Innenfläche der Lunge, in eine nur Luft zuführende und eine respiratorische. An die einfache Salamanderlunge mit relativ wenigen Ausbuchtungen reihen sich

die schon kompliziertere Lunge von Frosch und schliesslich von Pelobates an, welche schon ein ganz schwammiges Aussehen gewonnen hat.

Bei den Reptilien erfährt die Lungenwand eine bedeutende Verdickung durch Vermehrung des Bindegewebes derselben. Dementsprechend haben die Ausbuchtungen des intrapulmonalen Bronchus einen grösseren Widerstand zu überwinden und gewinnen mehr und mehr das Aussehen von anfangs weiten (Anguis, Emys), später (Krokodil) mehr engen Kanälen, die in die dicke Wand hineingewachsen sind, ohne dass es zur eigentlichen auch auf der Oberfläche sich markierenden Vorwölbung der Wand kommt. Die Sonderung in einen luftzuführenden und einen respiratorischen Abschnitt vervollkommnet sich immer mehr bei den Reptilien.

Bei den Vögeln und Säugern ist zu der Verdickung der Lungenwand auch noch eine Verdichtung derselben, durch weitere Vermehrung ihres Bindegewebes, hinzugekommen, sodass nun infolge des erhöhten Widerstandes derselben aus den weiten Ausbuchtungen des Bronchus enge Kanäle geworden sind, die die Oberfläche der Lunge nur wenig zu modifizieren vermögen, die Wand aber nach allen Richtungen hin durchwachsen, wodurch die Lunge ein badeschwammartiges Aussehen erhält.

Nach dieser Auffassung fällt auch der Gegensatz, zwischen der phyletischen und der ontogenetischen Entwicklung der Lunge, ein Gegensatz, von dem Gegenbaur (17) schreibt: „Indem der phyletische Entwicklungsgang der Lunge das Wesen des Prozesses der Vervollkommnung des Organs in einer von der Peripherie her nach innen fortschreitende Scheidewandbildung kennen lehrt und als Resultat derselben die Komplikation der respiratorischen Oberflächen und der zu diesen leitenden Luftwege zeigt, stellt er sich in einen Gegensatz zu den ontogenetischen Erfahrungen".

Es kann ferner kaum mehr einem Zweifel unterliegen, dass die Lungen der höheren Reptilien den direkten Uebergang zu denen der Vögel einer-, der Säuger andererseits bilden. Ich glaube aber, dass alle Versuche einer direkten Homologisierung der einzelnen Lungenteile und Kanäle nie zu endgültigen und befriedigenden Resultaten führen werden, wie aus den zahlreichen und ausführlichen Untersuchungen, die zu so verschiedenen

Lösungen führten, hervorzugehen scheint. Der Bau der Wirbeltierlunge scheint mir nur in seinem Hauptzügen festgelegt zu sein — innerhalb dieses Rahmens aber finden die grössten Variationen statt, nicht allein von einer Gattung, sondern schon von einem Individuum zum andern, — noch mehr, rechte und linke Lunge ein und desselben Individuums können schon ganz erhebliche Unterschiede aufweisen, die aber alle von principiell geringer Bedeutung sind.

Von grossem Interesse ist es, zu sehen, wie sich die Schwimmblase der Fische zur Wirbeltierlunge verhält und inwieweit sich letztere von ersterer ableiten lässt. Ich beabsichtige, als nächste Arbeit meine Untersuchungen hierüber zu veröffentlichen.

Zum Schluss möchte ich noch die Hauptpunkte in der Entwicklung der Wirbeltierlunge, wie sie sich nach meinen Untersuchungen darstellt, zusammenfassen.

I. Jede Wirbeltierlunge entwickelt sich nach dem gleichen Prinzip:

a. durch allgemeine Vergrösserung infolge Vermehrung ihrer Gewebe;

b. durch Hauptvermehrung des Epithels, welches vom Darmdrüsenblatt abstammt und sich als enges Rohr = intrapulmonaler Bronchus, in den soliden, bindegewebigen Höcker einstülpt.

II. Ist das Bindegewebe locker und spärlich, so hat jede Vermehrung der Epithelzellen eine direkte mehr diffuse allgemeine Ausstülpung der Lungenwand, mit Erweiterung des intrapulmonalen Bronchus, zur Folge (Amphibien).

Ist das Bindegewebe dicht, und damit widerstandsfähig, dann lokalisiert sich an gewissen Stellen die Epithelvermehrung — die Zellen werden aneinandergepresst, bis es ihnen gelingt, sich Raum zu verschaffen und in das Bindegewebe vorzudringen, indem sie es zusammenschieben. In letzterem Fall handelt es sich um den typischen Prozess der Sprossenbildung, wie er sich bei den höheren Wirbeltieren, von den Reptilien an aufwärts vorfindet.

III. Gewisse Stellen der Lungenwand bieten der Erweiterung einen stärkeren Widerstand, und ragen dann als Septen in den

erweiterten Lungenhohlraum hinein, eine Septenbildung vortäuschend.

IV. Die Zahl der Knospen II. Ordnung ist in steter Abnahme begriffen, von den niederen zu den höheren Wirbeltieren.

V. Die Masse des Bindegewebes vermehrt sich immer mehr, von den niederen zu den höheren Wirbeltieren, dadurch der Erweiterung des centralen Hohlraumes und seiner Ausläufer erhöhten Widerstand entgegensetzend, sodass, statt eines Systems weiter, blasenartiger Räume, schliesslich ein System enger, langer Kanäle den dicken, bindegewebigen Sack durchzieht. (Vögel und Säuger.)

VI. Das Verzweigungssystem der Kanäle innerhalb der Lunge ist stets und ausschliesslich ein monopodiales.

VII. In jeder Lunge lässt sich, bis zu ihrem distalen Ende, ein Hauptkanal nachweisen — es ist der intrapulmonale Bronchus (Mesobronchus, Stammbronchus, bronche souche, etc.) die direkte Fortsetzung des extrapulmonalen Bronchus.

An dieser Stelle möchte ich den Herren Geheimrat Wiedersheim, Professor Kaestner, Keibel, Mehnert, Schauinsland, Privatdozent Dr. Spuler für die bereitwillige Ueberlassung des reichlichen und teils kostbaren Materials danken, sowie Dr. Godlewski für seine mir zur Verfügung gestellten Serienschnitte durch Säugerembryonen. Vor allem aber möchte ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Hertwig meinen herzlichen Dank aussprechen für die mir in jeder Beziehung gewährte Unterstützung im Laufe dieser Arbeit.

Litteratur-Verzeichnis.

1. Aeby: Der Bronchialbaum der Säugetiere und des Menschen. 1880.
2. C. E. v. Baer: Ueber Entwicklungsgeschichte der Tiere. 1828.
3. Baer: Beitrag zur Kenntnis der Anatomie u. Physiologie der Athemwerkzeuge bei den Vögeln. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 61. 1895.
4. Born: Ueber Verwachsungsversuche an Amphibien-Larven. Archiv für Entwicklungs-Mechanik, Bd. IV.
5. Boll: Das Prinzip des Wachstums. 1878.
6. Campana: La Respiration chez les Oiseaux. 1875.
7. D'Hardiviller: La Ramification bronchique chez le Lapin. Bibliogr. anat. Vol. 4 (1896) — Vol. 5 (1897).
8. Derselbe: Dévelopement et Homologation des Bronches Principales chez les Mammitères. Thèse (Nancy 1897).
9. Derselbe: Dévelopement de la Ramification bronchique et Bronches épartérielles chez les Mammifères. Société de Biologie. 1896.
10. Derselbe: Homologation des Bronches chez le Lapin. Bibliogr. anat. 1897 (Vol. 5).
11. Eberth: Ueber den feineren Bau der Lunge. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 12. 1863.
12. Ecker: Anatomie des Frosches.
13. Foster und Balfour: Grundzüge der Entwicklungsgeschichte. 1876.
14. Fischelis: Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Lunge. Berlin 1885.
15. Fischer: Untersuchungen über vitale Färbung. Merckel und Bonnet, Anat. Hefte 1901. Bd. 16.
16. Gegenbaur: Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 1896.
17. Derselbe: Vergleichende Anatomie. II. Bd. 1901.
18. Gaupp: Anatomie des Frosches. 1901.
19. Goette: Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
20. Hasse: Ueber den Bau der menschlichen Lunge. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abt. 1892.
21. His: Zur Bildungsgeschichte der Lunge beim menschl. Embryo. Arch. f. Anat. u. Entw.-Gesch. 1887.
22. Hoffmann: in Bronns Klassen u. Ordnungen des Tierreichs. 1890.
23. Justesen: Zur Entwicklung und Verzweigung des Bronchialbaumes der Säugetierlunge. Arch. f. mikr. Anat. und Entw.-Gesch. Bd. 56.
24. Kölliker: Mikroskopische Anatomie 1854.
25. Derselbe: Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. 1879.
26. Küttner: Studien über das Lungenepithel. Arch. f. pathol. Anat. v. Virchow. Bd. 66. 1876.
27. Maurer: Glatte Muskelzellen in der Cutis der Anuren und ihre Beziehungen zum Epithel. Morph. Jahrb. Bd. 21. 1894.
28. Meckel: Ueber das Respirationssystem der Reptilien. Arch. für die Physiol. Bd. 4. 1818.

29. Milani: Beiträge zur Kenntniss der Reptilienlunge: Zoolog. Jahrb. Bd. X und Bd. XII.
30. Miller: The Structure of the Lung. Journal of Morph. Vol. 8. 1893.
31. Minot: Human Embryology. New-York 1892.
32. Narath: Der Bronchialbaum d. Säugetiere u. d. Menschen. Bibl. med. Abt. A. Anatomie. Heft 3. 1901.
33. Derselbe: Die Entwicklung der Lunge v. Echidna aculeata. Denkschr. d. mediz. naturwiss. Ges. Jena. Bd. 5. 1894—1897.
34. Oppel: Beiträge zur Anatomie des Protopterus Anguineus.
35. Plehn, Marianne: Zum feineren Bau der Fischkiemen. Zoolog. Anz. Bd. XXIV. 1901.
36. Pouchet et Tourneaux:
37. Rathke: Ueber die Entwicklung der Athemwerkzeuge bei d. Vögeln und Säugetieren. Bonn 1828.
38. Remak: Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere. Berlin 1855.
39. Robinson: Observations on the earlier stages in the Developement of the Lungs of Rats and Mices. Journ. of Anat. and Physiol. conducted by Humphrey, Turner and M'Kendrick. 1889.
40. Roché: Contributions à l'Etude de l'Anatomie comparée des Reservoirs aériens d'Origine pulmonaire chez les Oiseaux. Annales des Sciences Nat. Vol. 11. 1891.
41. Selenka: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Luftsäcke des Hühnchens. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 16. 1866.
42. E. Schulze: in Strickers: Lehre von den Geweben 1871.
43. Stannius: Handbuch der Zoologie. 2. Aufl. Berlin 1856.
44. Stieda: Einiges über Bau und Entwicklung der Säugetierlungen, Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 30. Suppl. 1878.
45. Wiedersheim: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 1883.
46. Zumbusch: Ueber d. Bronchialbaum d. Säuger u. Vögel. Sitzungsber. d. Ges. f. Befördg. d. ges. Naturw. Marburg. 1900.

Tafel-Erklärung.

Tafel XXX.

Fig. 1a. Schema des Knospungsprozesses (zu S. 589) bei dem der intrapulmonale Bronchus in bronchifugaler Richtung Sprossen in die Lungenwand treibt.

Fig. 1b. Schema des Prozesses der Septenbildung (zu S. 589) bei dem, in Folge starker, lokalisierter Wucherung des Bindegewebes, das Epithel des Lungenlumens stellenweise immer weiter in letzteres, in bronchipetaler Richtung vorgetrieben wird, so dass Septen entstehen. (Der ursprünglich centrale Hohlraum ist schwarz gezeichnet — rot, was jedesmal durch diese 2 Prozesse neu hinzugekommen ist. Die Pfeile geben die Wachstumsrichtung an.)

Fig. 2a u. b. Schemata obiger 2 Prozesse (zu S. 598), wie sie sich beim Hühnchen darstellen würden, bei Bildung von zwei neuen, neben einander liegenden primären Lungenbläschen. Bei a (Knospung) hätte der Bronchus an zwei Stellen Knospen in die Lungenwand getrieben; bei b (Septenbildung) hingegen, wäre an drei Stellen, Hand in Hand mit der allgemeinen Ausweitung des intrapulm. Bronchus, die Lungenwand in diesen vorgewachsen, unter Bildung von drei Septen. Der zwischen ihnen übrig gebliebene Teil des Bronchus würde dann zu den zwei primären Lungenbläschen.

Fig. 3. Schemata zur Bildung der Lunge von Emys (zu S. 622). **a** der intrapulm. Bronchus, ein noch enges, die ganze Lunge durchziehendes Rohr, hat eine Anzahl Knospen, die primären Lungenbläschen, in die noch dicke Lungenwand getrieben. Bei **b** haben sich letztere unter starker Verdünnung der Lungenwand zu den Kammern (K) entwickelt, von denen hier die vier Dorsal- (DK) und die vier Ventralkammern (VK) sichtbar sind. Der Bronchus selbst hat sich ziemlich erweitert und sein Ende ist zur Endkammer (EK) geworden Die Kammern haben ihrerseits wieder Knospen getrieben, die Anlage der Nischen (N); **c** zeigt die Verhältnisse der ausgewachsenen Lunge. Die Kammern sind zu grossen, weiten Hohlräumen geworden. nur durch dünne, schlanke Septen von einander getrennt, welche nichts weiter, wie die zwischen ihnen übrig gebliebenen Wandteile sind. Zwischen den Kammern verschiedener Etagen liegen (Milanis) Querwände (QW), zwischen denen gleicher Etagen (Milanis) Längswände (Lg.W). Aus den Knospen II. Ordnung, welche von den Kammern abzweigen, entstanden die Nischen, die ihrerseits wieder Knospen. III. Ordnung, die zu den Crypten (Cr.) wurden, getrieben haben. Auch die Endkammer hat sich stark erweitert und Knospen getrieben; **d** Querschnitt der ausgewachsenen Lunge.

Fig. 4. Lunge von Emys lut (1,6 mm) aufgehellt. Man sieht die 3 grossen Querwände welche die lateralen Kammern trennen, den eindringenden extrap. Bronchus, die 1. Dorsal (D K.) und die Endkammer. (EK.)

Fig. 5. Lunge von Anguis frag. aufgehellt

Fig. 6. Lunge von Gehyra oceanica mit dem feineren Netzwerk der Gefässe, in das sich die Hauptgefässe aufgelöst haben.

Fig. 7. Lunge von Hatteria punctata; das jüngere Stadium a) von der Dorsal das ältere b) von der Ventralseite. Bei letzterem haben sich die Knospen vergrössert, vertieft, und ihrerseits Knospen II. Ordnung getrieben, so dass die Lunge ein ziemlich kompliziertes Netzwerk von Septen, d. h. von zwischen den einzelnen Knospen übrig gebliebenen Wandteilen zeigt. Auch im proximalen Lungenzipfel haben sich jetzt Knospen entwickelt.

Fig. 8. Lunge von Pelobates fuscus, zerfällt in 3 Teile: 1) weiter sackartiger, mehr oder weniger glattwandiger Teil, mit dem extrapulmonalen Bronchus der Reptilien vergleichbar, 2) mittlerer Teil, meist wie eine breite Einschnürung aussehend, die mit kleinen und sehr dichten Buckeln bedeckt ist, 3) grosser weiter Teil, mit grossen

Höckern. Bei a giebt das Hauptgefäss ganz unregelmässig eine Anzahl kleinerer Gefässe nach allen Seiten ab, welche in den Septen verlaufen, und teils mit einander anastomosiren. Bei b bilden die Seitengefässe schon ein dichtes Netzwerk, in dem man mit Mühe das Hauptgefäss bis zur Lungenspitze verfolgen kann.

Fig. 9. Lunge von Rana temporaria, ein einheitlicher, weiter Sack, mit relativ wenig Höckern zwischen welchen die unregelmässig vom Hauptgefäss abgehenden Seitenzweigen verlaufen.

Fig. 10. Lunge von Salamandra maculosa, sehr einfache Lunge, die aussieht wie eine meist einreihige Perlenschnur. Die Hauptgefässe geben gleichzeitig und in regelmässigen Abständen nach beiden Seiten Gefässe ab, die zwischen den einzelnen Perlen verlaufen. An einer Stelle (b) geht unregelmässig nach rechts ein Seitenzweig mehr ab, und dorten befindet sich auch eine Unregelmässigkeit in der Zahl der Höcker, nämlich rechts einer mehr wie links.

Tafel XXXI.

Lunge von Hühnchen.

Fig. 1 u. 2. 4. Tag. Quer- und Längsschnitt. Die Lunge ist ein dickes bindegewebiges Säckchen von schräg verlaufendem Kanal, dem Mesobronchus, durchsetzt, welcher mit einem primären Lungenbläschen endet. Er besitzt das typische hohe Cylinderepithel (Beschreibung Seite 596) um welches herum das Bindegewebe verdichtet und zusammengedrängt ist. Auch das peritoneale Epithel ist ein hohes Cylinderepithel, das ebenfalls eine Schichtung vortäuscht.

Fig. 3. 4. Tag. Querschnitt (Oelimmersion) durch das Mesobronchusende, mit dem typischen hohen Cylinderepithel. Die Zellkerne sind gegen einander verschoben und abgeplattet, die Zellen am einen Ende in einen dünnen Faden ausgezogen, der abwechselnd gegen das Lumen oder gegen die Basis des Epithels gerichtet ist. An günstiger Stelle lässt sich die Zelle durch die ganze Dicke des Epithels verfolgen (bei x). Die Kerne der in Mitose begriffenen Zellen sind stets in der Nähe des Lumens. Einzelne Keilzellen sind sichtbar. Das Bindegewebe ist um das Epithel herum verdichtet, seine Kerne abgeplattet.

Fig. 4 u. 5. 6. Tag. Längs- und Querschnitt. Am Mesobronchus sitzen 2 primäre Lungenbläschen, die zu den 2 ersten Bronchi diaphragmatici (Br. d.) werden. Sie gleichen in jeder Beziehung dem Lungenbläschen am Mesobronchusende Fig. 2. Das ganze Bindegewebe der Lungenwand hat sich sehr verdichtet, das peritoneale Epithel zu einem Pflasterepithel abgeflacht.

Fig. 6 u. 7. 7. Tag. Längs- und Querschnitt. Die ganze Lunge hat sich sehr vergrössert. Der Mesobronchus besitzt nun 4 dorsale Knospen, die zukünftigen Bronchi diaphragmatici, und eine ventrale, alle derjenigen am Mesobronchusende durchaus ähnlich. Das Epithel des Mesobronchus hat sich distalwärts allmählich zu einem Pflasterepithel abgeplattet, während aus dem ursprünglich hohen Cylinder-

epithel des Perithoneum nun ein richtiges Plattenepithel geworden ist.

Fig. 8. 8. Tag. Längsschnitt (Oelimmersion) durch ein prim. Lungenbläschen und 2 dieses begrenzende Septen. Ersteres zeigt das typische Sprossungsepithel; das Bindegewebe ist deutlich verdichtet gegen den Fundus des Bläschen, lockerer in den Septen, was besonders im Septum 1 ersichtlich, trotzdem dorten sich ein Blutgefäss befindet.

Fig. 9 u. 10. 8. Tag. Aufgehellte, rechte Lunge, 9. von der Dorsal, 10. von der Ventralseite. Die Lunge ist auf der Medialseite von einem distal breiten, proximal schmalen bindegewebigem Saum umgeben, (Sm) der in einer Ebene mit der Ventralseite der Lunge liegt, einzelne Bronchen sind in diesen hineingewachsen und haben sich, in dem wenig Widerstand bietenden Gewebe, sehr ausgedehnt und sind zu den Luftsäcken geworden, die alle Grade der Entwicklung zeigen, von clavicularen Luftsack (Cl. L.), der noch nicht über die Lungenoberfläche hervortritt, zum cervicalen Luftsack (CL.) bei dem dies schon geschehen ist, ohne dass noch eine Erweiterung stattgefunden hätte, während der hintere diaphragmatische Luftsack (hDL.) bereits angefangen hat, sich auszudehnen. Der abdominale (abd. L) und der vordere diaphragm. Luftsack (vDL.) hingegen kennzeichnen sich schon vollständig als Luftsäcke und zwar ist der erstere das Ende selbst des Mesobronchus. Ferner sieht man den I. II. und III. Bronchus diaphragmaticus und 5 Entobronchen (En. Br.) von denen die zahlreichen Lungenpfeifen (L.Pf.) abgehen.

Taf. XXXII.

Fig. 11. Anguis fragilis (5 cm) Längsschnitt, distales Ende. Der weite, intrapulmonale Bronchus ist mit Pflasterepithel ausgekleidet. Sein distales Ende zeigt das typische primäre Lungenbläschen wie beim Hühnchen (Fig. 2 Taf. XXXI.) Es hat eine Anzahl Knospen getrieben, die, mit typischem hohem Cylinderepithel ausgekleidet, sich ebenfalls als primäre Lungenbläschen erweisen. Proximal sind sie am grössten, die Lungenwand dementsprechend am dünnsten; distal nehmen sie immer mehr ab, bis schliesslich nur noch die erste Anlage derselben als Epithelverdickung wahrgenommen wird.

Fig. 12. Ditto (4 cm) Querschnitt durch das proximale Ende, wo der Bronchus in bronchifugaler Richtung eine Knospe in das Bindegewebe der Lungenwand getrieben hat. Er ist von einer circulär verlaufenden Muskelschicht umgeben, die unterbrochen ist an der Stelle wo die Knospe abgeht. Das Peritoneum zeigt Plattenepithel.

Fig. 13. Ditto Querschnitt mehr gegen die Mitte an der Abgangsstelle von 4 Knospen.

Fig. 14. Ditto (5 cm) Längsschnitt (Oelimmersion) durch das primäre Lungenbläschen am Ende des intrapulm. Bronchus — sein Aussehen entspricht ganz dem beim Hühnchen (Fig. 2 und 3. Taf. XXXI.)

Fig. 15 u. 16. Ditto (7 cm). Längs- und Querschnitt. Schon ziemlich ausgebildete Verhältnisse: Dünnwandiger Sack mit schmalen, in den centralen Hohlraum vorspringenden, am Ende durch Muskulatur kolbig verdickten Septen, welche die zwischen den, unterdessen weit und tief gewordenen, primären Lungenbläschen (-Nischen) übrig gebliebenen Wandteile sind. Die Nischen haben ihrerseits wieder Knospen 2. Ordnung, die zukünftigen Crypten getrieben. Das Bindegewebe der Lungenwand ist dünner, spärlicher geworden, also das umgekehrte Verhalten wie beim Hühnchen, wo mit dem Wachstum der Lunge das Bindegewebe dichter, reichlicher wurde.

Fig. 17. Ditto (7 cm). Längsschnitt (Oelimmmersion) zeigt im Vergleich mit Fig. 14 die Veränderungen, die mit dem primären Lungenbläschen im Verlauf seiner Entwicklung vor sich gegangen sind. Während das Pflasterepithel des intrapulm. Bronchus, durch die allgemeine Erweiterung des centralen Hohlraumes, zu einem Plattenepithel, ähnlich dem des Peritoneums, wurde, hat sich das hohe Cylinderepithel der primären Lungenbläschen erst zu einem Pflasterepithel abgeplattet, unter starker Erweiterung des Lumen — eine Erweiterung die Hand in Hand geht mit dem Dünnerwerden des Bindegewebes der Lungenwand, und der damit verbundenen Abnahme seiner Widerstandskraft. Durch diese Erweiterung sind auch die zwischen 2 Lungenbläschen gelegenen Wandteile dünn und schlank geworden, und ragen als lange, dünne Septen in den Lungenhohlraum vor. Die Keilzellen sind verschwunden. Dicke Muskulatur und meist auch ein Blutgefäss befinden sich in den Septen.

Fig. 18 u. 19. Gehyra oceanica (2,8 cm). Längs- und Querschnitt. Aehnliche Verhältnisse wie bei Anguis frag. (Fig. 11 und 12), nur ist das Bindegewebe der noch recht dicken Lungenwand weniger dicht.

Fig. 20. Ditto Längsschnitt (Oelimmersion) durch 2 primäre Lungenbläschen nahe am Mesobronchusende gelegen. Das linke zeigt die 1. noch seichte Einsenkung der Oberfläche, das rechte ist schon tiefer in die dicke, dichte Lungenwand eingedrungen. Die Verhältnisse entsprechen genau denen von Anguis (Fig. 14).

Fig. 21 u. 22. Ditto (3,2 cm). Längs- und Querschnitt. Die primären Lungenbläschen sind zu Nischen geworden, die jedoch ihrerseits noch keine Knospen getrieben haben, wie dies bei Anguis (Fig, 15 und 16) der Fall war.

Fig. 23. Ditto (3,2 cm). Längsschnitt (Oelimmersion). Ein im Vergleich mit Fig. 20 viel weiter vorgeschrittenes primäres Lungenbläschen, das aber noch jünger ist, wie das von Anguis (Fig. 17), denn die Zellen sind überall noch weniger abgeplattet, die Septen weniger hoch und dünn, auch sind noch einzelne Keilzellen vorhanden. Hingegen ist die Muskulatur schon eine sehr starke. Das Bindegewebe zeigt auch hier eine fortschreitende Verdünnung im Vergleich zum früheren Stadium.

Fig. 24 u. 25. Hatteria punctata (0,3 und 0,4 cm). Zwei Querschnitte von 2 verschieden weit entwickelten Stadien.

Fig. 26. Ditto (0,4 cm). Querschnitt (Oelimmersion) einer Nische und zweier angrenzender Septen.

Fig. 27. Ditto (0,55 cm). Längsschnitt. (Das Bild entspricht ganz dem des Querschnittes.) Die Entwicklung der Lunge ist auf die gleiche Weise vor sich gegangen wie bei Anguis und das Endresultat ist das Gleiche: dünnwandiger Sack, in den lange, schlanke Septen hineinragen, die auch hier eine Septenbildung vortäuschen, während sie aus dem Knospungsprozess hervorgegangen sind.

Fig 28. Lacerta muralis (2,5 cm) Längsschnitt. Der intrapulmonal erweiterte Bronchus hat zuerst eine hier ziemlich weit entwickelte Knospe in die proximal gerichtete Spitze (Sp.) und darauf die übrigen ventralen Knospen getrieben, während die später angelegten dorsalen Knospen noch klein sind.

Fig. 29. Ditto (3,5 cm) Längsschnitt. Der intrapulm. Bronchus hat sich erweitert, die frühzeitig angelegten ventralen Knospen sind zu den grossen ventralen Nischen geworden, von denen 10 ziemlich vorgeschritten sind in der Entwicklung und ihrerseits Knospen, die zukünftigen Crypten, getrieben haben. Die dorsalen und die distalen ventralen Knospen sind noch in der Entwicklung begriffen. Man sieht hier gut, wie der Verzweigungsmodus auch der Bronchi III. Ordnung ein ausschliesslich monopodialer ist.

Fig. 30. Ditto (3,5 cm). Querschnitt.

Fig. 31. (3,5 cm). Längsschnitt zweier Nischen mit ihren Knospen und den Septen.

Fig. 32. Lacerta vivipara (5,5 cm). Querschnitt. (Das Bild entspricht ganz dem des Längsschnittes.) Die vielen Nischen und Crypten haben sich sehr vergrössert und geben ein ziemlich complicirtes Bild, je nach dem sie getroffen sind.

Fig. 33. Emys lutea (0,9 cm). Längsschnitt. Der intrapulm. Bronchus, nur in seinem proximalen Teil noch mit hohen Cylinderepithel, sonst mit Pflasterepithel ausgekleidet, durchzieht als relativ enges Rohr die ganze Lunge und endigt mit einem primären Lungenbläschen. Dorsal hat er 4 Knospen abgegeben, die später zu den Dorsalkammern werden, ventral deren ebenfalls 4, von denen aber auf diesem Schnitt nur die 3. und 4. zu sehen sind. Die zuerst angelegten lateralen Knospen müssen gegen den Leser vorspringend gedacht werden.

Fig. 34. Ditto (0,9 cm.) Querschnitt durch die proximale Lungenhälfte. Der horizontale Anfangsteil des intrapulmonalen Bronchus ist an der Stelle getroffen, wo er caudalwärts umbiegt und zugleich 3 Knospen abgiebt eine laterale, die zur 1. Lateralkammer (L_1) wird, 1 ventrale, und 1 dorsale, die zukünftige 1. Ventral- und 1. Dorsalkammer (V_1 und D_1) siehe Schema III a Tafel I). Letztere sind noch auf dem Stadium von primären Lungenbläschen, während erstere schon weiter entwickelt ist. Alle 3 stehen in direkter Communication mit dem intrapulmonalen Bronchus, sind also Knospen des letzteren.

Fig. 35. Ditto (1,6 cm). Das Netzwerk der Lunge, die grossen und kleinen Septen zeigend. Letztere begrenzen die Crypten.

Fig. 36. Ditto (1,6 cm). Längsschnitt. Ziemlich entwickelte Lunge. Der intrapulmonale Bronchus ist ziemlich weit, sein Ende zur grossen Endkammer (E.K.) geworden. Die ventralen und dorsalen Knospen sind auf dem Schnitt alle getroffen, wenn auch bei zweien die Communication mit dem intrapulm. Bronchus fehlt; sie sind unter starker Verdünnung der Lungenwand zu den Kammern geworden und haben ihrerseits wieder Knospen II. und III. Ordnung getrieben, aus denen die Nischen und Crypten entstanden. Die zwischen ihnen übrig gebliebenen Wandteile sind nur noch schmal und ragen als dünne Wände (Längs- und Querwände) in das Innere der Lunge vor.

Fig. 37. Ditto (1,6 cm). Querschnitt. Der intrapulm. Bronchus ist an der Stelle getroffen, wo er sich in die 3. Ventralkammer öffnet. Bei (*) ist die schon schmal gewordenene Brücke, wo einige Schnitte weiter auch die 3. Dorsalkammer mit dem intrapulm. Bronchus in Verbindung steht, woraus hervorgeht, dass Dorsal- und Ventral-Kammern, wenn auch dicht neben einander, so doch getrennt in den Bronchus münden. Man sieht ferner die 2. Lateralkammer, und da die Querwände zwischen den Lateralkammern schräg verlaufen, auch noch etwas von der 1. Lateralkammer. In den Septen verläuft eine ziemlich reichliche Muskulatnr.

Fig. 38. (Siehe Taf. XXXIII) Crocodilus biporcatus (6 cm). Querschnitt. Der central verlaufende, intrapulmonale Bronchus hat in das dicke und dichte bindegewebige Säckchen 3 Knospen getrieben: 1 mediale, 1 ventrale, 1 laterale — letztere beiden weisen ihrerseits wieder je 2 Knospen auf, die alle typische primäre Lungenbläschen sind.

Fig. 39. Ditto (10,3 cm). Längsschnitt. Der intrapulmonale Bronchus durchzieht die ganze Lunge als einheitliches Gebilde. Seine Knospen, (die primären Lungenbläschen von Fig. 38, Taf. XXXIII) haben sich zu den Kammern ausgewachsen, die in ihrem Anfangsteil nur wenig erweitert, den Eindruck von Gängen, resp. Bronchi II. Ordnung machen, während ihr Endteil zu weiten Räumen, gleich denen bei Emys, geworden sind. Die zwischen ihren Anfangsstrecken erhaltenen Wandteile sind durch diese geringe Ausdehnung verhältnismässig dick geblieben; dadurch rufen sie den Eindruck von eigentlichen Septen weniger hervor, wie bei den übrigen Reptilien, trotzdem sie genau wie diese entstanden sind. Sie gleichen mehr den Septen beim Hühnchen (siehe Fig. 9, Taf. XXXI). Die Knospen II. und III. Ordnung sind zu Nischen und Crypten geworden.

Fig. 40. Ditto (10,5 cm). Querschnitt.

Tafel XXXIII.

Fig. 38. (Erklärung siehe Taf. XXXII.)

Fig. 41. Crocodilus (madagass.) 10,5 cm (Oelimmersion). Längsschnitt noch nicht ganz fertig entwickelter Nischen, von denen die eine angeschnitten ist. Aus dem hohen Cylinderepithel ist ein Pflasterepithel geworden. Die Muskulatur ist stark entwickelt und verläuft teils

cirulär um die Nischen, teils in der Längsrichtung der Septen. (Bei (*) sieht man die Gabelungsstelle von Längs- und circulären Muskelzügen.

Fig. 42. Salamandra maculosa (2,5 cm). Querschnitt. (Das Bild entspricht ganz dem des Längsschnittes.) Die Lunge stellt ein dickwandiges Säckchen mit relativ weitem, intrapulmonalem Bronchus dar. Die Wand besteht aus ziemlich lockerem Bindegewebe mit vielen Blutgefässen. Mit Mühe lässt sich die epithaliale Auskleidung des intrapulm. Bronchus als ein sehr dünnes Häutchen von durchaus platten Zellen unterscheiden. Ebenso ist der peritoneale Ueberzug von dünnem Plattenepithel schwer erkenntlich. Nirgends, auch nicht am Ende des intrapulm. Bronchus ist eine Spur von Sprossungsepithel mit seinen charakteristischen hohen Cylinderzellen nachzuweisen.

Fig. 43. Ditto (4 cm). Längsschnitt. Die Lunge hat sich unter starker Erweiterung des centralen Hohlraumes und Verdünnung ihrer Wand zu einem weiten Sack entwickelt an welchem schon perlschnurartige Ausbuchtungen zu erkennen sind, je zwischen 2 Blutgefässen eines; erstere sind die festen, dieser Ausbuchtung Widerstand bietenden Punkte, die später als Septen in den Hohlraum hineinragen.

Fig. 44. Ditto (4 cm). Querschnitt durch die Lunge. Der intrapulm. Bronchus hat sich stark erweitert, unter Dehnung und Verdünnung der Wand, wodurch das Hauptgefäss aus dem Gewebe an die Oberfläche gelangt ist und als Wulst auf der Lunge verläuft. Das Epithel des intrapulmonalen Bronchus ist, ebenso wie das des Peritoneum, überall ein Plattenepithel. Das Bindegewebe, in welchem nun schon Muskelfasern, mit merkwürdig langgestreckten Kernen, und viele kleine Gefässe sich befinden, ist spärlich und locker. Die Muskulatur befindet sich hauptsächlich in den Septen.

Fig. 45. Ditto (5,5 cm). Längsschnitt. Die Ausbuchtungen der Lungenwand zwischen den festen Punkten, den Septen, sind tiefer geworden, so dass letztere nur anscheinend tiefer in den Hohlraum vorragen.

Fig. 46. Ditto (5,5 cm). Querschnitt; distales Ende, noch ziemlich primitives Verhalten, indem die Lungenwand noch dick ist und Muskulatur ganz fehlt. Viele Blutgefässe.

Fig. 47 Ditto (5,5 cm). Querschnitt. Mitte, hochentwickelt. In dem spärlichen lockeren Bindegewebe viele Muskelfasern, die in den Septen am reichlichsten sind, spärlich in den Ausbuchtungen. Auch das Hauptgefäss besitzt jetzt eine muskulöse Wand; das Epithel ist überall durchaus platt.

Fig. 48. Ditto (6,5 cm). Flächenschnitt durch ein Septum. Das um die Lunge circulär verlaufende Gefäss ist zweimal getroffen, ebenso das Epithel des intrapulm. Bronchus. Zwischen letzterem befindet sich die dicke Lage circulär um die Lunge verlaufende Muskulatur.

Fig. 49. Rana temporaria (2,8 cm). Längsschnitt. (Das Bild entspricht ganz dem des Querschnittes). Diese ganz junge Lunge zeigt ähnliche Verhältnisse wie die von Salamandra (Fig. 42). nur sind die Zellen und ihre Kerne bedeutend kleiner, das Pigment reichlicher.

Auch hier ist die Lungenwand relativ dick, das Bindegewebe derselben locker, das pulmonale und das peritonele Epithel durchaus von Plattenzellen gebildet.

Fig. 50. Ditto (3,2 cm). Querschnitt. Der intrapulm. Bronchus hat sich ausserordentlich erweitert unter starker Verdünnung der Lungenwand. Das Epithel ist ein Plattenepithel, bis auf 2 Stellen, wo die grossen Blutgefässe und etwas reichlicheres Bindegewebe sich befinden. An diesen Stellen hat es sich umgewandelt, und ist an der einen zu einem Pflasterepithel, an der anderen zu einem bewimperten, hohen Cylinderepithel geworden. Dicht bei letzterer Stelle sieht man eine Ausbuchtung der Lungenwand. Auch in dieser befindet sich nur Plattenepithel, wie sonst überall in der Lunge, bis auf die 2 vorgenannten Stellen.

Fig. 51. Ditto (3,2 cm). Querschnitt (Oelimmersion). Man sieht das eine der 2 grossen Blutgefässe, von reichlicherem Bindegewebe und Muskulatur umgeben. Das Peritoneum weist ein Plattenepithel auf, während das des intrapulm. Bronchus an dieser Stelle aus hohen, bewimperten Cylinderzellen besteht, die nach beiden Seiten allmählich immer niedriger werden unter Verlust ihrer Wimpern, bis sie in das Plattenepithel der übrigen Lungenwand übergehen.

Fig. 52. Pelobates fuscus (4,5 cm). Längsschnitt. Die Lunge zerfällt in 3 Teile. 1. Weiter Sack mit wenig Septen; 2. röhrenartiger Teil, in dem sich der intrapulm. Bronchus nur wenig ausdehnen konnte, da sich frühzeitig eine kolossale Muskulatur und reichliche Blutgefässe in der Wand entwickelten und ihn sphincterartig umgeben Er hat zahlreiche, dicht bei einander liegende Ausbuchtungen in die Räume zwischen Muskulatur und Blutgefässen getrieben, die oft so dicht bei einander liegen, dass ihre Wände, mit dem äusseren peritonealen Epithel, oft unter Einschluss von Resten der Leibeshöhle mit einander verschmelzen; 3. weiter Sack mit dünner Wand und niedrigen Septen die je ein Blutgefäss und etwas Muskulatur aufweisen. Zwischen letzteren, die wie Reifen eines Fasses wirken, buchtet sich die Lungenwand aus.

Fig. 53. Ditto (4,5 cm). Querschnitt durch Teil 3. Lungenwand dünn, aus spärlichem Bindegewebe und 2 Lagen Plattenepithel. Muskulatur und Blutgefässe in den noch niedrigen Septen.

Fig. 54. Ditto (7 cm). Längsschnitt durch Teil 2. In den Septen die kolossale, den engen, röhrenartigen, intrapulmonalen Bronchus sphinkterartig umgebende Muskulatur. Von diesem führen Oeffnungen, die siebartig seine Wand durchbohren, in weite Nischen, deren Wände teilweise mit einander verschmolzen sind, was hauptsächlich am Pigment, das sich in und direkt unter dem Peritoneum befindet, erkenntlich ist. Distal geht Teil 2 in Teil 3 über. Hier nimmt die Muskulatur ab, der intrapulmonale Bronchus wird sehr weit, die Lungenwand dementsprechend dünn, die Septen lang und schlank.

Fig. 55. Ditto (7 cm). Querschnitt durch Teil 2. Am Pigment erkennt man wo es sich um Leibeshöhle in der Lungenwand handelt. Man sieht wie tief sie zwischen die einzelnen Ausbuchtungen geht.

Fig. 56. Ditto (7,0 cm). Querschnitt durch Teil 3. Die Lungenwand ist nach allen Seiten stark ausgebuchtet, so dass die, auf früheren Stadien kurzen, dicken Septen centrifugal in die Länge gezogen und dadurch lang und schlank geworden sind.

Fig. 57. Ditto (7,0 cm). Querschnitt. 2 neben einander liegende Ausbuchtungen deren Wände teilweise miteinander verschmolzen sind. An 2 Stellen hat sich die dabei eingeschlossene Leibeshöhle mit dem peritonealen Epithel noch erhalten, während letzteres an anderer Stelle schon resorbiert wurde. Das reichliche Pigment befindet sich fast ausschliesslich im Peritoneum dicht darunter oder in der Nähe der Blutgefässe, während es ganz fehlt um und unter dem bronchalen Epithel.

Fig. 58. Ditto (7,0 cm). Querschnitt (Oelimmersion). Das Bindegewebe und die Muskelzellen der Lungenwand bilden ein weites Maschen- oder Lacunensystem in welchem das Blut circuliert.

Fig. 59. Echidna aculeata nach Narath. Junger Embryo (45) mit dicker Lungenwand, in welche der noch wenig erweiterte intrapulm. Bronchus eine Anzahl Sprossen getrieben hat. Diese Lunge gleicht sehr denen von Reptilien und Vögeln in den entsprechenden Stadien und schliesst sich an diese an.

Fig. 60. Ditto nach Narath eben geborenes Tier (47). Die Lunge ist zu einem weiten, dünnwandigem Sack geworden, in dessen Inneres lange, schlanke Septen vorspringen. Das Bild gleicht dem von Reptilienlungen z. B. Hatteria (Fig. 27) noch mehr aber Emys (Fig. 36 Taf. XXXII).

Fig. 61. Lepus cunicul (15 mm). Längsschnitt, distales Ende. Der intrapulm. Bronchus, nicht nur proximal wie z. B. beim Hühnchen und Emys, sondern in seinem ganzen Verlauf mit hohem Cylinderepithel ausgekleidet, hat eine Anzahl Knospen, primäre Lungenbläschen getrieben; die eine Knospe ist erst auf dem Stadium einer epithelialen Verdickung. Um die Bläschen ist das sonst noch ziemlich lockere Bindegewebe ziemlich verdichtet; das Bild schliesst sich an das von Emys, Krokodil und Vögel eng an, der Verzweigungsmodus scheint auch hier, wie bei allen vorstehend untersuchten Wirbeltieren, ein durchaus monopodialer zu sein.

Fig. 62 u. 63. Ditto (17 mm). Querschnitt und Längsschnitt (Oelimmersion) durch ein primäres Lungenbläschen, dessen Verhältnisse genau denen aller primären Lungenbläschen bei Reptilien und Vögeln entsprechen (siehe Tafel XXXII).

Gemeinsame Bezeichnungen.

Ab. = Ausbuchtung
B. = Bindegewebe
Bl. G. = Blutgefäss
Br. = Bronchus
- *M.Br.* = Mesobronchus
- *E.Br.* = Extrapulmonaler Bronchus
- *I.Br.* = Intrapulmonaler Bronchus

Cr. = Crypten
D. = Darm
d. = dorsal
E. = Epithel
- *h. cyl.E.* = hohes Cylinder
- *Pf.E.* = Pflaster
- *Pl. E.* = Platten
- *P.E.* = Peritoneales
- *L.E.* = Lungen

K. = Kammern
Kz. = Keilzellen
l. = lateral
m. = medial
M. = Mitosen
Ms. = Muskulatur
N. = Nischen
Pr.Lb. = Primäres Lungenbläschen
P. = Pigment
S. = Septen
T. = Trachea
v. = ventral

Die Umrisse der Zeichnungen sind mit dem Zeisschen Zeichenspiegel gezeichnet, und die meisten derselben dann um $^1/_3$ verkleinert worden, worauf die Details eingetragen wurden, mit freier Hand nach der starken Vergrösserung. Wo es sich um Oelimmersion (mit Ocular 4) handelt, ist dies speziell in der Lungenbeschreibung angegeben. Die Zahlen neben den Zeichnungen geben die Stärke der Vergrösserung an.

Curriculum Vitae.

Ich bin 1872 in Badenweiler (Schwarzwald) geboren und wurde ausschliesslich zu Hause unterrichtet. Mit 21 Jahren ging ich nach Lausanne, und bereitete mich durch Privatstunden auf das Abiturientenexamen vor, das ich nach $1^1/_2$ Jahren (1895) mit Auszeichnung am Knabengymnasium in Lausanne bestand. Nach einem Jahre, das ich Familienverhältnissehalber zu Hause verbrachte, bezog ich die Universität Freiburg i. Br., wo ich ein Jahr an der medizin. Fakultät unter den Herren Geheimrat Wiedersheim, Weismann, Professor Keibel, Himstedt, Willgerodt und Ziegler Histologie, Anatomie, Physik, Chemie, Zoologie etc. studierte und im Präpariersaal arbeitete. Darauf studierte ich zwei Jahre in Zürich unter den Professoren Ruge, Felix, Lang, Schroedter, Dodel, Werner, Anatomie, Zoologie, Physik etc., arbeitete noch ein Semester im Präpariersaal, ein Semester im chemischen Laboratorium und legte das erste propädeutische Examen ab. In München widmete ich mich ein Jahr hauptsächlich der Zoologie und hörte die Vorlesungen von Herrn Prof. Hertwig, Geheimrat Zittel und Privatdozent Dr. Maas. Ein Jahr arbeitete ich an der Doktordissertation.

München, 1. Dezember 1901.

Fanny Moser.